857.
Nachlaß von Prof. N.

ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT

NACH DEM TODE VON R. WETTSTEIN HERAUSGEGEBEN VON

PROFESSOR DR. FRITZ KNOLL
DIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTES UND GARTENS
DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

PROFESSOR DR. ERWIN JANCHEN
VIZEDIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTES UND GARTENS
DER UNIVERSITÄT WIEN

BAND LXXXIX, ZWEITES HEFT
MIT 28 TEXTABBILDUNGEN
(ABGESCHLOSSEN AM 6. MÄRZ 1940)

WIEN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1940

Preis: RM 14.80

Österr.
bot. Z.

Die „Österreichische Botanische Zeitschrift" erscheint in einem Gesamtumfang von jährlich etwa 20 Bogen, in 4 einzeln berechneten Heften.

Zuschriften, welche den Bezug der Zeitschrift oder sonstige Verlagsangelegenheiten betreffen, sind an den Verlag Julius Springer, Wien I, Schottengasse 4, zu richten; Manuskriptsendungen und erledigte Korrekturen an die Schriftleitung der Österreichischen Botanischen Zeitschrift. Wien III, Rennweg 14.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Die Mitarbeiter erhalten von Abhandlungen 50 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 150 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der Korrektur bestellt, gegen eine angemessene Entschädigung geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum Bogennettopreis berechnet werden. Mit der Lieferung von Dissertationsexemplaren befaßt sich die Verlagsbuchhandlung grundsätzlich nicht; sie stellt jedoch den Doktoranden den Satz zwecks Anfertigung der Dissertationsexemplare durch die Druckerei zur Verfügung.

Eine Verpflichtung zur Besprechung oder Zurücksendung von nicht angeforderten Schriften übernimmt die Schriftleitung nicht.

Verlag Julius Springer

---

89. Band **Inhaltsverzeichnis** 2. Heft

Seite

Ina Grafl, Cytologische Untersuchungen an *Sauromatum guttatum* (Mit 15 Textabbildungen) 81

August Pass, Das Auftreten verholzter Zellen in Blüten und Blütenknospen. Erster Teil (Mit 13 Textabbildungen) 119

Besprechungen 165

Hueck K., Botanische Wanderungen im Riesengebirge. — Leick E., Bestimmung der Transpiration und Evaporation mit Rücksicht auf die Bedürfnisse der Ökologie. — Lloydia. — Nessel H., Die Bärlappgewächse (*Lycopodiaceae*).

Personalnachrichten 168

857

353

Nachlaß von Prof. N. Malta

Cytologische Untersuchungen a
Sauromatum guttatum

Von

Ina Grafl (Wien)

(Mit 15 Textabbildungen)

Inhaltsübersicht

Seite

Einleitung ..... 81—83

I. Beobachtungen allgemeiner Art an *Sauromatum guttatum* ... 83—89
1. Über die Entwicklung der Knolle von der herbstlichen Ruheperiode bis zur Blütezeit 83
2. Der Appendix 85
3. Die Spatha 87
4. Der Pollen von *Sauromatum guttatum* und *Arum maculatum* 88

II. Die wichtigsten cytologischen Befunde an *Sauromatum guttatum* 89—105
5. Die Meiose 89
6. Kernwachstum durch Vervielfachung der Chromosomen .. 96
7. Cytologische Untersuchungen während der Blütezeit (*Sauromatum guttatum*, *Arum maculatum*, andere Araceen) 97

III. Cytologische Einzelfragen ..... 106—115
8. Die SAT-Chromosomen 106
9. Die Nukleolen 107
10. Die Chromosomengröße 110
11. Die Veränderungen des Kernbaues in den verschiedenen Geweben 113

Zusammenfassung ..... 115—116

Schriftenverzeichnis ..... 116—118

Einleitung

Die vorliegende Arbeit stellt eine cytologische Untersuchung an *Sauromatum guttatum* dar. Sie wurde im Studienjahr 1938/39 im Botanischen Institut der Universität Wien unter Leitung von Professor Doktor Fritz Knoll ausgeführt. Ich danke Seiner Magnifizenz Herrn Professor Knoll bestens für seine freundlichen Ratschläge und sein Entgegenkommen. Die Anregung zu dieser Arbeit gab mir Herr Professor Doktor

LOTHAR GEITLER, der selbst schon mit der cytologischen Untersuchung dieser Pflanze begonnen hatte. Die stete und hilfreiche Förderung, die er meinen Untersuchungen zuteil werden ließ, waren mir ein Ansporn und eine Freude, für die ich ihm aufrichtig dankbar bin.

Es ist üblich, bei cytologischen Untersuchungen ein Problem in den Mittelpunkt zu stellen und dessen Lösung in möglichst erschöpfender Weise an einer oder mehreren Pflanzen zu versuchen. Im Gegensatz dazu wird bei der vorliegenden Arbeit eine Pflanze in den Mittelpunkt gestellt, und es werden daran eine Reihe von cytologischen Problemen behandelt; andere Pflanzen wurden nur vergleichsweise untersucht. Der hier eingeschlagene Weg hat den Vorteil, die Aufmerksamkeit stets auf das vielfache Ineinandergreifen der Lebensvorgänge einer Pflanze zu lenken. Dieser Vorteil gewinnt noch an Bedeutung, wenn auch schon von anderen Forschungszweigen her Beobachtungen über die betreffende Pflanze vorliegen, wie es für *Sauromatum* der Fall ist.

Sauromatum hat durch seine auffallenden Eigentümlichkeiten schon lange die Beobachtung der Blütenbiologen (ARCANGELI, DELPINO), der Physiologen (KRAUS 1896, LEICK) und Chemiker (KLEIN und STEINER, STEINER und LÖFFLER) auf sich gelenkt. In letzter Zeit haben besonders die Arbeiten VAN HERKS vertiefte Einblicke in die physiologischen Vorgänge während der Blütezeit gewährt. VAN HERK hat den Atmungsvorgang im Appendix biochemisch analysiert und als Ursache der Atmungssteigerung sogenannte „Aktivatoren" gefunden, die in den männlichen Blüten gebildet werden und in den Appendix einwandern. In cytologischer Hinsicht wurde *Sauromatum* genauer von GEITLER (1938a) untersucht. Nach den bisherigen Angaben erschien es aussichtsreich, an dieser Pflanze allgemeine cytologische Probleme (wie das des Kernwachstums und der Variation der Chromosomengröße) und besondere Fragestellungen (Veränderung der Kernstrukturen im Appendix während der Erwärmung, Ausbildung der Nukleolen in den verschiedenen Geweben) weiter zu behandeln. Der Ausgangspunkt der Beobachtungen war dabei die Untersuchung der Meiose, über die noch keine eingehenden Angaben vorlagen.

Die Beobachtungen wurden in der Hauptsache an Material vorgenommen, das in Alkohol-Eisessig (3:1) oder in Essigkarmin (heiß oder kalt) fixiert und in Essigkarmin untersucht wurde. Für die Beobachtung der frühen Stadien der Meiose erwies sich die abgeänderte Essigkarminmethode nach H. ERNST als günstig (Fixierung in 1 Teil Alkohol-Eisessig (3:1) und 1 Teil Essigkarmin, Untersuchung nach einigen Tagen in heißem Essigkarmin). Es wurden Zupfpräparate oder Handschnitte hergestellt, die Epidermen abgezogen. Vergleichsweise wurden auch Mikrotomschnitte und Ausstrichpräparate von Gewebe herangezogen,

das mit dem Fixierungsgemisch nach Flemming-Benda fixiert und nach den üblichen Methoden gefärbt worden war.

I. Beobachtungen allgemeiner Art an *Sauromatum guttatum*

Es werden zunächst eine Anzahl von allgemeinen Beobachtungen an *Sauromatum guttatum* zusammengefaßt, die als Einführung zu den cytologischen Einzelbeobachtungen dienen können. Es handelt sich dabei vor allem um die Temperaturabhängigkeit und die Entwicklungsdauer der Pflanze sowie den Gewichtsverlust, den sie im Laufe ihrer Entwicklung als Folge der Transpiration und der Atmung aufweist. Beobachtungen, die nur einzelne Teile der Pflanze betreffen, werden sodann in gesonderten Abschnitten behandelt.

1. Über die Entwicklung der Knolle von der herbstlichen Ruheperiode bis zur Blütezeit

Am 5. Dezember wurden die ersten Knollen von *Sauromatum guttatum** bei der durchschnittlichen Temperatur von + 22° C auf einem Schrank in einem Arbeitszimmer des Botanischen Institutes der Universität Wien zum Treiben aufgestellt. In Abständen von 3 bis 4 Tagen folgten bis zum 10. Januar die anderen Knollen, und zwar je zwei bis drei auf einmal. Vorher waren sie in einem Glashaus bei einer Temperatur von + 7° bis 10° C gelagert worden. Zweimal wurde das Glashaus versehentlich etwas geheizt; dies regte die Kerne der Hüllblätter sofort zu Teilungen an, die jedoch beim Rückgang der Temperatur wieder aufhörten. *Sauromatum* ist stets sehr temperaturempfindlich. Diese Temperaturempfindlichkeit zeigt sich kurz vor und während des Aufblühens am deutlichsten. Niedere Temperatur verzögert oder verhindert sogar das normale Aufblühen: es tritt dann fast kein Stärkeabbau und keine Erwärmung ein und die Duftausscheidung ist auffallend gering. Die starke Temperaturabhängigkeit der Pflanze während des Blühens ist schon von Klein und Steiner und von van Herk (1937b) hervorgehoben worden. Auch gegen Trockenheit der Luft scheint die Pflanze sehr empfindlich zu sein, da einige Pflanzen in unserem Arbeitszimmer von der Spitze des Appendix her verwelkten, wogegen die Pflanzen, die daraufhin im feucht und warm gehaltenen Glashaus zur Blüte gebracht wurden, nicht mehr vertrockneten.

Vor Beginn des Treibens wurde jede Knolle gewogen und numeriert. Messungen nach einigen Tagen ergaben die Feststellung, daß die Knollen an Gewicht verloren hatten. Dies führte dazu, sie alle von Zeit zu Zeit wieder zu wägen und ihr Gewicht aufzuschreiben. Die beigegebene

* Die Knollen wurden von der Firma C. G. van Tubergen, Haarlem, Holland, bezogen.

Kurve (Abb. 1) gibt den Gewichtsverlust einer Pflanze während des Wachstums bis zur Blütezeit an.

Die ausgewählte Pflanze zeigt in Größe, Gewicht (24,8 dkg) und Entwicklungsdauer (50 Tage) durchaus typische Werte, und auch die Anthese verlief normal. Der Zeitpunkt, an dem die Spatha aus den Hüllblättern heraustritt, ist der Beginn eines immer schneller ansteigenden Gewichtsverlustes, der dann am Blühtag selbst seinen Höhepunkt erreicht. Die Ursache dieses Gewichtsverlustes liegt in der Transpiration und Atmung der Pflanze. Die gesteigerte Atmungsintensität zur Zeit des Blühens erläutert die Arbeit VAN HERKS (1937a), der u. a. die Atmung im Appendix gemessen hat (vgl. seinen Versuch V).

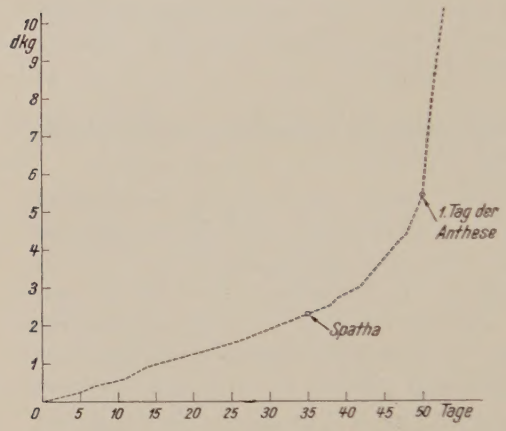

Abb. 1. Gewichtsverlust einer Knolle von *Sauromatum guttatum* vom Beginn des Treibens bis zum 3. Tag der Anthese (8. Dezember bis 29. Januar)

Der gleichbleibende Gewichtsverlust, der nach dem ersten Blühtag trotz dem raschen Absinken der Atmungsintensität eintritt, ist so zu verstehen, daß die Pflanze im ganzen verwelkt und besonders der Appendix unter großem Wasserverlust in kurzer Zeit ganz zusammenschrumpft. Bis zur Zeit der Anthese weisen die Pflanzen einen Gewichtsverlust von 13,2% bis 21,7% ihres Gesamtgewichtes auf, der Durchschnittswert ist 17,4%.

Diese Zahlen gelten für alle Pflanzen ohne Rücksicht auf den Zeitpunkt ihres Wachstumsbeginnes. Wohl ist dieser Zeitpunkt aber wesentlich für die Dauer ihrer Entwicklung: die Entwicklungsdauer verkürzt sich, je später man die Pflanzen zum Treiben bringt (Tabelle 1).

Tabelle 1. Die Entwicklungsdauer der Knollen von *Sauromatum guttatum* vom Beginn des Treibens bis zum Tag der Anthese

Tage bis zur Anthese	55	54	50	47	44	39	38	37	37	35	29
Gewichtsverlust in Prozenten des gesamten Gewichtes	18	13,2	21,7	20	14,5		15		17,5	20,5	15,9
Datum des Wachstumsbeginnes	12. XII.	12. XII.	8. XII.	22. XII.	16. XII.	3. I.	29. XII.	6. I.	3. I.	10. I.	9. I.

Mit dieser Tabelle stehen die Angaben von VAN HERK in Einklang, der für Pflanzen, die zwischen April und Mai geblüht haben, eine Entwicklungsdauer von 2 bis 3 Wochen festgestellt hat.

Die Beschleunigung der Entwicklung spät zum Treiben gebrachter Pflanzen hat man auch bei der Untersuchung der Meiose in Betracht zu ziehen. Während bei einem frühzeitigen Treiben die Meiose in den Antheren etwa 24 Tage nach Beginn des Treibens ablief, fand sie bei einem späten Treiben nach 17 bis 18 Tagen statt. Gleich blieb indessen der Gewichtsverlust bis zu diesem Zeitpunkt. Er betrug im Durchschnitt 4,5 bis 5,2% des Gesamtgewichtes. Diese Feststellung ist insofern bemerkenswert, als sie ein Hilfsmittel zur Auffindung des Zeitpunktes des Meioseablaufes abgeben kann*.

Immer wieder muß man jedoch auf die auffallend großen Unterschiede zwischen den einzelnen *Sauromatum*-Pflanzen hinweisen. So kann man von der Größe der Knolle keinen Schluß auf die Kräftigkeit der Pflanze ziehen, denn große Knollen haben oft schwache Pflanzen hervorgebracht und kleine Knollen sehr kräftige. Auch die Farbintensität des Blütenstandes wechselt bei den verschiedenen Pflanzen sehr. Während einige durchwegs zarte Farben hatten, waren bei anderen Spatha und Appendix leuchtend rot und die männlichen Blüten schön gelb gefärbt.

Nach dem Abblühen brechen zwischen den Blattbasen an der Oberseite der Knollen Wurzeln hervor. Anfänglich sind sie von einer regelrechten Wurzeltasche umgeben, später wird diese durchstoßen und geht zugrunde. Sie besteht aus den äußeren Zellschichten des Knollengewebes. Die Wurzeln, die sich nach der Blüte entwickeln, sind zum Teil ausgesprochene Zugwurzeln, wie sie RIMBACH (1893, 1897) für *Arum maculatum* beschrieben hat. Auch vor der Blütezeit können sich schon Wurzeln bilden, wenn der Blütenkolben abgestorben oder entfernt worden ist. Vor dem Ablauf der Meiose in den Antheren bilden sich jedoch auch dann keine Wurzeln. Um die hiernach anzunehmende hormonale Ursache der Wurzelbildung nachweisen zu können, wären weitere Untersuchungen nötig.

2. Der Appendix

In den herbstlichen Knollen ist schon vor Beginn des Treibens, umgeben von den Hüllblättern, ein kleiner, aber in den wesentlichen

* Es bereitet immer einige Schwierigkeit, gerade den rechten Zeitpunkt zur Beobachtung des Meioseablaufes zu finden, da dieser ja von keinerlei äußerlich sichtbaren Veränderungen begleitet ist. Wohl kann die Höhe der Hüllblätter (etwa 5,2 cm) als Anhaltspunkt dienen; sie ist aber infolge der großen individuellen Unterschiede nur ein sehr ungenaues Anzeichen. Stellt man aber den oben angeführten Gewichtsverlust von 4,5 bis 5,2% bei einer Knolle fest, so kann man fast sicher sein, dann die Meiose oder zumindest die ersten Stadien der Meiose beobachten zu können.

Zügen fertiger Appendix vorhanden. Seine Länge beträgt 1 bis $1^1/_2$ cm, Spaltöffnungen und Gefäße sind angelegt. An der Spitze sind die Zellen und die Zellkerne größer als an der Basis, da beim Appendix die Spitze in der Differenzierung vorausgeht (Abb. 2*a*, *b*). Die Chromozentren der ruhenden Kerne lassen sich nur klumpig fixieren. Man gewinnt den Eindruck, daß in der Entwicklung ein Stillstand seit dem Sommer eingetreten ist.

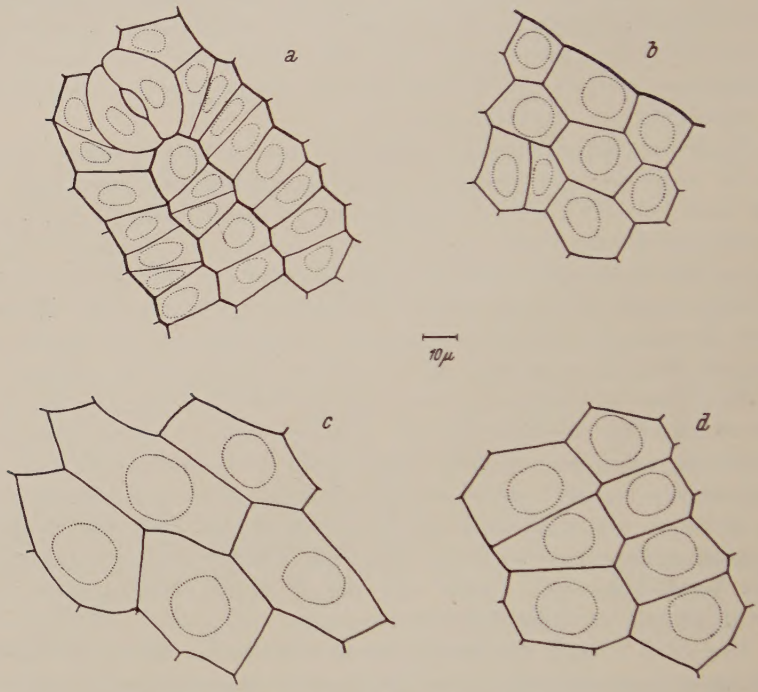

Abb. 2. *Sauromatum guttatum*
a Ausschnitt der Epidermis der Appendixbasis, *b* Teil eines Längsschnittes durch seine Spitze, *c*, *d* Ausschnitte der Appendixepidermis, *c* an der Basis, *d* an der Spitze. *a*, *b* vor Beginn des Treibens, *c*, *d* 27 Tage nach Beginn des Treibens. Zell- und Kernumrisse dargestellt. — Alk.-Eisessig, Essigkarmin

Sobald man nun die Knollen in höhere Temperaturen bringt, wird die Entwicklung wieder fortgesetzt und die Kerne beginnen sich lebhaft zu teilen. 4 bis 5 Zellschichten unter der Epidermis liegt die hauptsächlichste Entstehungszone für die neuen Gefäße und die zahlreichen Raphidenzellen.

Mit Beendigung der Teilungsperiode beginnt das Streckungswachstum und die Ausdifferenzierung (Abb. 2*c*, *d*). Am längsten bleiben die Zellen noch in der Umgebung der Spaltöffnungen teilungsfähig. Von dem Streckungswachstum werden besonders die Zellen an der Basis

des Appendix betroffen, sodaß ihre Größe im ausgewachsenen Zustand die der Zellen an der Spitze weit übertrifft.

Während die Zellen der Appendixspitze leicht vorgewölbt werden, bleiben die der Appendixbasis eben, wodurch der obere Teil des Appendix matt erscheint, der untere glänzend. Dieser Glanz wird besonders auffallend durch einen Ölüberzug auf der Epidermis. KNOLL hat das Vorkommen von Ölüberzügen schon bei *Arum maculatum* an Spatha und Appendix festgestellt. Nach seinen Angaben wurde auch bei *Sauromatum* der Nachweis des Öles so erbracht, daß Abklatschpräparate hergestellt und diese dann mit Sudan III gefärbt wurden.

Die Farbe des Appendix wechselt im Laufe der Entwicklung von blaßgelb über hellrot zu dunkelrot, was auf Anthocyanbildung in der Epidermis beruht. Auffallend ist dabei, daß die Anthocyanvakuolen der Zellen in unmittelbarer Nähe der Spaltöffnungen hellrot bleiben, während die anderen dunkelrot werden. Wenn dann der Farbton der Vakuolen am Abend des ersten Blühtages im allgemeinen nach violett umschlägt (vgl. S. 103), werden die ehemals hellroten Zellen nur dunkler rot.

Der ausgewachsene Appendix besteht an seiner Basis aus dem sehr locker gebauten Mark und einem peripheren „gelben Gewebe", wie es VAN HERK genannt hat. In der Spitze des Appendix ist nur dieses „gelbe Gewebe" vorhanden. Es stellt das „aktive Gewebe" dar, in dem sich die bekannten Vorgänge während der Anthese abspielen. Dieses Gewebe enthält im Gegensatz zum Mark in reichlichem Maße Stärke und einen gelben Farbstoff, der um den Kern gelagert ist, dessen Natur aber unbekannt blieb (er gibt keine Karotinreaktion). Die Epidermiszellen des Appendix (Abb. 10*c*, *d*) enthalten einen ebensolchen Farbstoff, aber keine Stärke. Färbungen mit Jodjodkalium zeigten eindeutig den Unterschied der Epidermiszellen gegenüber den Schließzellen, in denen sich die Stärke schön blau färbte, während der Inhalt der Epidermiszellen gelbbraun wurde; doch enthält die Epidermis statt der Stärke andere Körper: diese quellen in Essigkarmin stark und stellen sich nach der Fixierung nach FLEMMING-BENDA als schmutzigbraune, kugelige bzw. wurstförmige Körper dar. In den lebenden Zellen sind nur sehr zahlreiche, stark lichtbrechende Körnchen zu sehen. Während der Anthese verschwinden diese Körper ebenso wie die Stärke aus dem darunterliegenden Gewebe. Leider konnte die chemische Natur dieser Körper nicht genauer bestimmt werden, doch ist es nach den oben angeführten Beobachtungen wahrscheinlich, daß es sich um fettähnliche Substanzen handelt.

3. Die Spatha

Die Spatha verhält sich in ihrer Entwicklung wie ein Laubblatt. So ist ihre Spitze zuerst ausdifferenziert. Dies drückt sich in der relativen Kerngröße und dem Größenverhältnis des Nukleolus zum Kern (siehe

Abschnitt 10) aus, aber auch darin, daß die Stärke, die sich später, wenn auch spärlich, in allen Epidermiszellen findet, zuerst in der Spitze auftritt.

Auf der ganzen Innenseite der Spatha sind Spaltöffnungen verstreut (also auch in dem Kessel; *Sauromatum* weist hier keine Lückenepidermis auf wie *Arum maculatum*, vgl. KNOLL). Die Epidermis ist papillös, die Länge der Papillen ist kurz ober- und unterhalb des Halses am größten; am Grunde des Kessels sind die Außenwände kaum noch vorgewölbt.

4. Der Pollen von *Sauromatum guttatum* und *Arum maculatum*

Die nähere Untersuchung des Pollenkornes brachte eine Überraschung. Es zeigte sich nämlich, daß das reife Pollenkorn nicht nur zwei Spermakerne, sondern zwei Spermazellen besitzt. Die Umrisse dieser Zellen sind an Karminessigsäurepräparaten schwer und nur gelegentlich zu erkennen, wohl aber treten sie nach FLEMMING-BENDA-Fixierung und Färbung mit Safranin-Lichtgrün deutlich in Erscheinung. Man sieht dann, daß die zwei generativen Kerne in einer Plasmazone liegen, die sich durch ihre größere Dichte deutlich von dem übrigen Plasma abhebt (Abb. 3*b*). Auch schon in dem zweikernigen Pollenkorn ist der unterschiedliche Plasmabereich um den generativen Kern vorhanden. Es lag nahe, nun auch den Pollen des verwandten *Arum maculatum* zu untersuchen. Tatsächlich konnten auch hier Spermazellen nachgewiesen werden. Sie treten selbst bei Behandlung mit Essigkarmin leicht hervor, wie Abb. 4*a* und *b* zeigen.

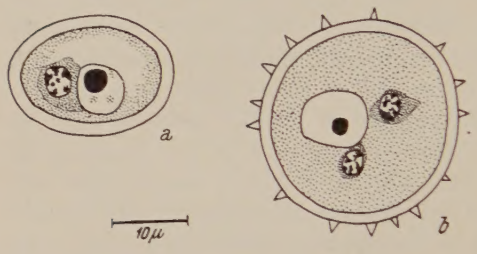

Abb. 3.
Pollenkörner von *Sauromatum guttatum*
a zweikerniges Pollenkorn mit dem vegetativen Kern und der generativen Zelle, 35 Tage nach Beginn des Treibens der Knolle. *b* reifes Pollenkorn mit dem vegetativen Kern und zwei Spermazellen, am ersten Tage der Anthese. Die Spermazellen sind durch ihr dichteres Plasma kenntlich. Fix.-Gemisch nach FLEMMING-BENDA

Die Pollenkörner von *Arum maculatum* keimen oft schon am Tage nach der Pollenentleerung auf dem Grunde des Kessels. Stellt man von diesen keimenden Pollenkörnern Ausstrichpräparate her und färbt sie mit Safranin-Lichtgrün, so entsteht zwar meistens durch die Fixierung ein Hof um die Spermakerne, aber in dem Hof erkennt

man einwandfrei einen hellgrünen Plasmastreifen um die leuchtend rot gefärbten Kerne (Abb. 4*c*).

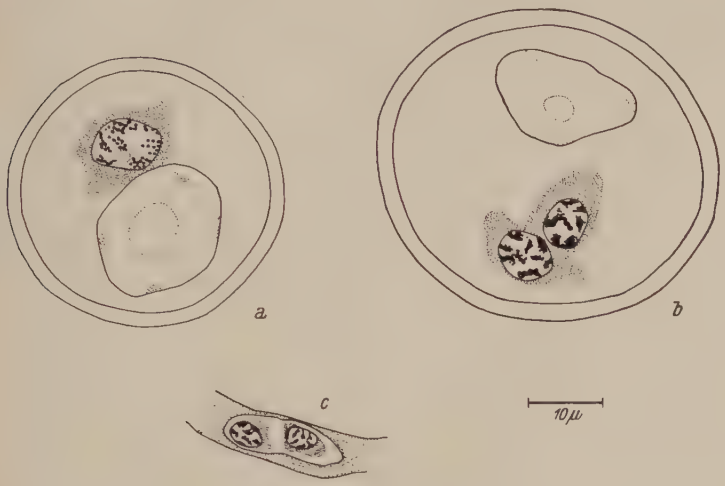

Abb. 4. *Arum maculatum*
a zweikerniges Pollenkorn mit dem vegetativen Kern und der generativen Zelle, *b* reifes Pollenkorn mit zwei Spermazellen, *c* Ausschnitt aus einem Pollenschlauch (in einem durch die Fixierung entstandenen Hof sind zwei Spermazellen zu sehen). Der vegetative Kern ist sehr chromatinarm! *a*, *b* Essigkarmin, heiß, *c* Fix.-Gemisch nach Flemming-Benda

II. Die wichtigsten cytologischen Befunde an *Sauromatum guttatum*

5. Die Meiose

Die sehr großen und chromozentrenreichen Kerne ausgewachsener Gewebe von *Sauromatum guttatum* haben Geitler (1938a) zur Bearbeitung der Frage des Kernwachstums an dieser Pflanze veranlaßt. Zum Verständnis des Kernwachstums waren vorerst eine Analyse des Chromosomensatzes und eine Deutung der in den Ruhekernen sichtbaren Strukturen notwendig. Diese führten zu folgenden Ergebnissen: Der diploide Chromosomensatz besteht aus 26 Chromosomen, von denen zwei SAT-Chromosomen sind (SAT-Chromosomen sind Nukleolen kondensierende, daher mit den Nukleolen in dauernder Berührung stehende Chromosomen, vgl. Heitz). Die dem Spindelansatz benachbarten Abschnitte der Chromosomen — im folgenden „Mittelstücke" genannt — sind heterochromatisch, die Enden euchromatisch; nur im Falle des SAT-Chromosoms ist der Arm, an welchem der Nukleolus entsteht, völlig heterochromatisch; der Trabant besteht aus besonders dichtem Heterochromatin. Die Pro-

und Telophasen der Mitosen zeigen den Nukleolus dem SAT-Chromosom eingeschaltet. In den Ruhekernen verschmelzen die Nukleolen meist zu einem einzigen Nukleolus. In den großen ausdifferenzierten Somakernen liegen die SAT-Chromosomen dem ebenfalls herangewachsenen Nukleolus seitlich als zwei SAT-Chromozentren an. Diese bestehen aus einem mehr oder weniger homogenen Mittelteil und von ihm ausstrahlenden Reihen kleiner Kugeln. Die anderen Chromozentren der großen Kerne bestehen aus zweierlei verschieden großen und verschieden dicht liegenden Kugeln. Dieser Bau ist so zu verstehen, daß die Chromosomen in den herangewachsenen Kernen entspiralisiert sind und daher ihren Chromomerenbau zeigen. Die „Kugeln" sind also Chromomeren. Die zentralen Teile der Chromozentren bestehen demnach aus großen, dicht liegenden heterochromatischen Chromomeren, die das Mittelstück der Chromosomen bilden, und die peripheren Teile der Chromozentren aus kleineren, entfernter liegenden euchromatischen Chromomeren, die die Enden der Chromosomen bilden (Abb. 7*a*, Abb. 15*a*). Die Deutung dieser Gliederung der Chromosomen ließ sich auch durch die Ähnlichkeit des Kernbaues von *Sauromatum guttatum* mit dem von *Agapanthus* wahrscheinlich machen, für dessen Chromosomen eine solche Gliederung durch die Untersuchung der Meiose sichergestellt ist (DARLINGTON 1933, GEITLER 1933). Die gegenüber den Meristemen starke Vergrößerung der Kerne in manchen ausdifferenzierten Geweben wird, wie GEITLER annimmt, durch „echtes" Wachstum, d. h. durch Substanzzunahme der Chromosomen selbst hervorgerufen. Die in den Chromozentren sichtbaren Chromomeren müssen also herangewachsen sein. Es erschien als Stütze dessen und für eine weitere Deutung wünschenswert, die Chromosomen dann kennenzulernen, wenn sie ihren elementaren Chromomerenbau sicher zeigen, d. h. während der Meiose, die bisher in dieser Hinsicht noch nicht untersucht wurde*.

Weiterhin war die Aufmerksamkeit auf das Verhalten der SAT-Chromosomen gelenkt, weil sich beim Studium der Mitosen und der großen Ruhekerne einander anscheinend widersprechende Schlußfolgerungen für den Bau des SAT-Chromosoms ergeben hatten (vgl. Abschnitt 8). Da ferner noch verhältnismäßig wenig Beobachtungen über SAT-Chromosomen während des ganzen Meioseablaufes vorliegen, und auch andere Fragen, wie z. B. das Verhalten heterochromatischer Abschnitte in der Prophase, noch weiterer Beobachtungen bedürfen, erschien das Studium der Meiose auch von diesen allgemeinen Gesichtspunkten aus angezeigt.

Für die Beobachtung der Chromomeren in den frühen Stadien erwies sich das Fixierungs- und Färbungsgemisch nach H. ERNST als günstig, da es das Zustandekommen von Synapsen weitgehend vermeidet. Diese

* Von HAASE-BESSELL wurde hauptsächlich die Diakinese untersucht.

Methode erschwert allerdings eben dadurch die Beobachtung der SAT-Chromosomen, da diese mit den Nukleolen immer mitten im Gewirr der Chromosomenfäden untergehen. Für die Beobachtung der späteren Stadien der Meiose ist die Behandlung mit heißer Karminessigsäure ohne weitere Fixierung allen anderen Verfahren vorzuziehen.

Es ist nicht einfach, gerade den richtigen Zeitpunkt für die Beobachtung des Meioseablaufes zu finden. Erschwerend wirkt neben den schon früher (S. 85) angegebenen Gründen die Tatsache, daß die eigentliche Teilung (I. Metaphase bis II. Telophase) kaum mehr als 3 Stunden dauert; während sich die Prophase über mehrere Tage erstreckt, findet diese regelmäßig in den Vormittagstunden statt und endet schon gegen Mittag desselben Tages mit der Bildung der jungen Pollenkörner. Trotz großen Schwankungen im einzelnen ergibt sich aus der Summe der Beobachtungen, daß die Teilung in den obersten Blüten beginnt und nach unten weiterschreitet. So treten auch die fertigen Pollenkörner immer zuerst in den obersten Blüten auf. Die Pollenkörner liegen in der Plasmamasse der ehemaligen Tapetumzellen eingebettet, in der die chromatinreichen, klumpigen Tapetumkerne auffallen. Bei *Sauromatum* ist also ein echtes Periplasmodium ausgebildet. Ähnlich verhält sich das Tapetum von *Arum maculatum*, wie es Jacobson-Paley (1920b) beschrieben hat. Schnarf gibt für Araceen im allgemeinen das Vorkommen eines amöboiden Antherentapetums an.

Der Beginn der Meiose zeigt sich in den Pollenmutterzellen durch eine vollkommene Auflockerung der Chromozentren an. In dem dann gleichmäßig mit winzigen Körnchen — den optischen Querschnitten durch Chromonemata — besetzten Kern kann man nur den großen Nukleolus und an ihm die zwei Trabanten — die aus besonders dichtem Heterochromatin bestehenden Enden der Nukleolen kondensierenden Arme der SAT-Chromosomen — als heterochromatische Körper erkennen. Diese vollkommene „Zerstäubung" der Chromozentren während der meiotischen Prophase ist deshalb besonders bemerkenswert, weil während der mitotischen Prophasen stets die Chromozentren erkennbar bleiben*.

Allmählich verdicken sich die Chromonemata und lassen sich auf kurze Strecken verfolgen. Gleichzeitig rücken die Trabanten einander näher. Gelegentlich sind je Trabant auch zwei punktförmige heterochromatische Körper erkennbar (Abb. 5*a*).

* *Oenothera* besitzt auch Chromosomen, deren heterochromatische Mittelstücke in den Ruhekernen als Chromozentren zu sehen sind. Während der meiotischen Prophase von *Oenothera*, die von Marquardt eingehend untersucht worden ist, bleiben, im Gegensatz zu dem Verhalten von *Sauromatum*, die Chromozentren durch stärkere Substanzanhäufung an einzelnen Stellen immer zu erkennen.

Damit tritt der Kern in das Stadium des Leptotäns ein. Statt der gleichmäßigen Fäden kann man nunmehr Reihen von Chromomeren unterscheiden. In der Mitte der Reihen liegen größere (heterochromatische), und gegen die Enden zu kleinere (euchromatische) Chromomeren. Die Trabanten sind während des Leptotäns immer schon gepaart; man sieht alsdann 4 dem Nukleolus anliegende heterochromatische Körper (Abb. 5*b*).

Weder für SAT-Chromosomen noch auch für andere Chromosomen läßt sich in diesem Zeitpunkt die Anzahl der Chromomeren feststellen. Erst wenn die Paarung der Chromosomen beginnt, gelingt dies annähernd wenigstens bei den SAT-Chromosomen. Abb. 5*e—h* zeigt verschiedene Bilder von SAT-Chromosomen, aus denen hervorgeht, daß ein SAT-Chromosom ungefähr 10 Chromomeren enthält. Der jetzt linsenförmige Nukleolus liegt dem SAT-Chromosom seitlich an, die Berührungsstelle ist zwischen dem ersten und dem zweiten Chromomer. Die Spindelansatzstelle befindet sich wahrscheinlich zwischen dem zweiten und dritten Chromomer. Auf drei weitere heterochromatische Chromomeren folgen etwa 5 euchromatische. An freiliegenden Nukleolen kann man diese Chromomerenreihe gleich einem Schweif erblicken. Nie sind noch andere Chromosomen am Nukleolus zu sehen. Die Chromomerenreihe muß also dem gesamten SAT-Chromosom entsprechen. Der Nukleolus ist ihr nicht eingeschaltet, sondern liegt ihr seitlich an. Dies ist wichtig, im Auge zu behalten für die spätere Besprechung der SAT-Chromosomen. Abb. 5*i—l* zeigt die Formveränderungen der SAT-Chromosomen im weiteren Verlauf der Meiose bis zur Diakinese.

Der Übergang vom Leptotän zum Zygotän ist bei *Sauromatum* recht fließend, denn, wie gesagt, die Trabanten sind schon gepaart, während sich der übrige Kerninhalt noch eindeutig im Leptotän befindet. Diese Beobachtung gewinnt an Bedeutung, wenn man sieht, daß die nun folgende Paarung an den anderen Chromosomen im Heterochromatin beginnt. Abb. 5*c* stellte Teile von Chromosomen dar, deren heterochromatische Abschnitte schon gepaart, deren Enden aber noch ungepaart sind. Demnach scheint das Chromatin bei der Paarung in dem Sinne eine Rolle zu spielen, daß chromatinreichere Chromomeren mit der Paarung beginnen; die Trabantenchromomeren bestehen bekanntlich aus einem „dichteren" Heterochromatin als die anderen Heterochromomeren (was sich ja auch darin äußert, daß sie allein während des prophasischen Zerstäubungsstadiums sichtbar bleiben), und eben sie beginnen mit der Paarung.

Das Problem des Paarungsbeginnes erscheint allerdings noch sehr verworren; bisher liegen überhaupt nur wenige Angaben vor. Der Ort des Paarungsbeginnes scheint zum Teil von der Anordnung der Chromosomen im Kernraum und der Ausbildung der Chromosomen (eu- oder

heterochromatisch, gespalten oder ungespalten) bestimmt zu werden (Huskins, Darlington 1937). So beginnt die Paarung regelmäßig an den Enden, wenn die Chromosomen in einem Bukett angeordnet sind. Ist dies nicht der Fall und sind die Chromosomen ungespalten und euchro-

Abb. 5. *Sauromatum guttatum*. Die Meiose von der Prophase bis zum Diplotän. *a* frühes Leptotän, *b* spätes Leptotän, *c* Teile von Chromosomen, deren heterochromatische Abschnitte gepaart sind, während die euchromatischen ungepaart sind, *d* spätes Pachytän. In *a*, *b*, *d* sind die SAT-Chromosomen ebenso wie die übrigen Chromosomen nicht in ihrer ganzen Länge dargestellt. *e*—*l* SAT-Chromosomen: *e*—*h* im frühen Pachytän; in *e* sind die Kerngrenze und Teile anderer Chromosomen gezeichnet; die beiden dem Nukleolus anliegenden Chromomeren des SAT-Chromosoms erscheinen hier als ein Chromomer, da sie in Deckung liegen. *f* gezerrt. *i*, *j* während des frühen Diplotäns, *k*, *l* während des späten Diplotäns. *m* spätes Diplotän; es sind nur einige Chromosomenpaare gezeichnet (die Überkreuzung in einzelnen Chromosomenpaaren bedeutet kein Chiasma, sondern nur die Umschlingung der Chromosomenpartner. Die Umrißlinie stellt die Zellgrenze dar, die Kernmembran ist undeutlich). Fix.-Gemisch nach H. Ernst

matisch, so beginnt die Paarung wohl meist in der Nähe der Spindelansatzstelle (Huskins und Smith), sie kann allerdings auch an anderen Stellen und an den Enden beginnen (Hearne und Huskins). Sind die Mittelstücke der Chromosomen aber heterochromatisch ausgebildet, so beginnt die Paarung, wie es scheint, regelmäßig, an diesen heterochromatischen Stellen. Vor den Beobachtungen an *Sauromatum* zeigten dies die Beobachtungen Darlingtons (1935) an *Fritillaria* und Marquardts an *Oenothera*. Bei *Oenothera* beginnt im Leptotän die Kondensierung der

heterochromatischen Mittelstücke der Chromosomen. Das Zygotän wird durch die Paarung dieser Chromatinteile eingeleitet, wodurch die Zahl der Chromozentren von 14 auf 7 vermindert wird. Dann erfolgt eine Streckung des Mittelstückes, wobei die dicht aufeinanderfolgenden großen heterochromatischen Chromomeren sichtbar werden, denen sich im eigentlichen Zygotän die kleineren euchromatischen Chromomeren anschließen. Im Pachytän ist die Paarung im Euchromatin wie im Heterochromatin gleichmäßig durchgeführt.

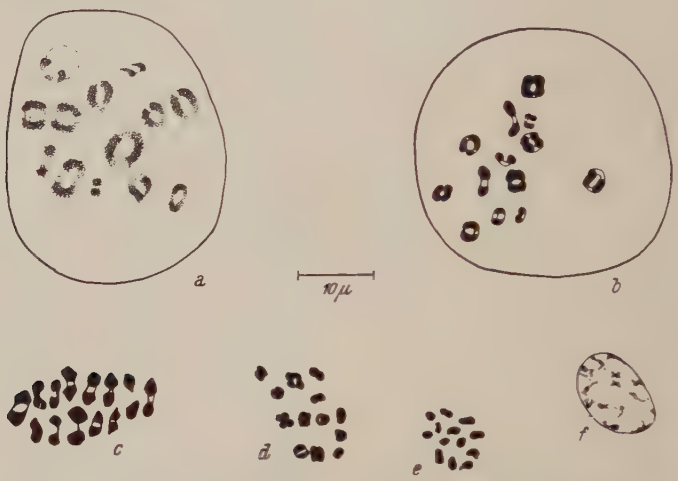

Abb. 6. *Sauromatum guttatum*. Spätere Stadien der Meiose
a frühe, *b* späte Diakinese; es sind alle Chromosomen gezeichnet; die Umrißlinie stellt die Zellgrenze dar. *c* I. Metaphase (schräge Seitenansicht), *d* I. Telophase, *e* II. Telophase, *f* junger Pollenkern. *a* Fix.-Gemisch nach H. ERNST; *b*—*f* Essigkarmin, heiß

Die Ähnlichkeit von *Sauromatum* mit *Oenothera* erstreckt sich noch über das Pachytän hinaus, denn auch bei *Sauromatum* werden die Pachynemachromosomen bald sehr grob, verkleben und schließen eine nähere Analyse aus. In den heterochromatischen Abschnitten wird alsbald ein Längsspalt sichtbar. Hier ist also auch der Beginn für das Auseinanderweichen der Partner zu finden. Die Enden bleiben noch länger beisammen und gehen erst allmählich in Endbindung über (Abb. 5*m*). Chiasmata kommen in den heterochromatischen Abschnitten nicht vor. Dies konnten auch DARLINGTON (1933) und GEITLER (1933) für *Agapanthus* und MARQUARDT für *Oenothera* feststellen.

Unter fortschreitender Spiralisierung und Auseinanderweichen der Chromosomenpartner kommen die einfachen Ringfiguren der Diakinese zustande (Abb. 6*a*, *b*). Die Bilder der Diakinese zeigen eindeutig, daß die haploide Chromosomenzahl für *Sauromatum guttatum* n = 13 ist. Sie be-

stätigen somit die Angaben Geitlers, der, entgegen den Angaben Haase-Bessells, die $n = 16$ und $2n = 32$ fand, auf Grund von Mitosen die Chromosomenzahl mit $2n = 26$ ermittelte.

Der weitere Verlauf der Meiose zeigt keine für unser Thema wichtigen Besonderheiten mehr. Zu erwähnen ist nur, das in den Interkinesekernen und den Kernen der jungen Pollenkörner (Abb. 6*f*) der Nukleolus dem SAT-Chromosom anliegt, ihm aber nicht eingeschaltet ist.

Die Untersuchung der Meiose ist im Rahmen der Analyse des Baues der großen somatischen Ruhekerne erfolgt, die Frage der Chromomerengröße stand dabei im Mittelpunkt. Was hat sie nun an Feststellungen gebracht, die für die Deutung des Kernbaues von Wichtigkeit sind?

Erstens ist es der Nachweis, daß die Chromosomen aus heterochromatischen Mittelstücken und euchromatischen Enden bestehen. Zwar haben die mitotischen Prophasen diese Tatsache schon gezeigt, die Meiose machte sie jedoch noch offensichtlicher.

Zweitens ist es die Feststellung, daß die meiotischen Chromomeren deutlich kleiner sind, als die in den Chromozentren großer somatischer Kerne sichtbaren „Kugeln"; auch ist ihr Abstand voneinander während des Pachytäns geringer als in den Ruhekernen (vgl. Abb. 7*a* und 15*a* mit Abb. 5*b*—*e*).

Da es andererseits feststeht, daß die Chromozentren den heterochromatischen Mittelstücken der Chromosomen entsprechen und ihre Ausstrahlungen den euchromatischen Enden, kann man daraus nur den Schluß ziehen, daß die in den Chromozentren sichtbaren Kugeln entweder herangewachsene Chromomeren oder Sammelbildungen von Chromomeren darstellen. Es kann natürlich auch beides gleichzeitig eingetreten sein. Eine Entscheidung, welche der beiden Annahmen zutrifft, könnte durch Abzählung der meiotischen Chromomeren und der der Chromozentren an identifizierbaren Chromosomen erfolgen. Dies gelingt nur für das kleinste Chromozentrum und das entsprechende Chromosom, und auch hier nur annähernd. In Analogie zu dem SAT-Chromosom kann man für das kleinste Chromosom etwa 8 meiotische Chromomeren annehmen. Unter der Voraussetzung, daß die großen Appendixkerne oktoploid sind*, würde auf das kleinste Chromozentrum in solchen Kernen die Zahl von 32 Chromomeren entfallen. Geitler ermittelte ihre Zahl auf etwa 30. Ihre gesteigerte Größe muß demnach in der Hauptsache auf einem Wachstum von Chromomer und Fibrille beruhen, wie es auch Geitler angenommen hatte.

* Oktoploidie wurde für die großen Kerne ausdifferenzierter Gewebe in der Knolle nachgewiesen (siehe Abschnitt 6). Die Übereinstimmung des Feinbaues solcher Kerne mit dem großer Kerne der ausgewachsenen Appendixepidermis zwingt dazu, auch diese Kerne als oktoploid anzusehen.

Es ist allerdings eine umstrittene Frage, ob Chromomer und Fibrille überhaupt wachsen können (vgl. Bauer 1938, S. 442). Die vorliegende Arbeit legt eine bejahende Antwort nahe. Die Untersuchungen sind jedoch, genau genommen, zu grob, um diese Frage restlos beantworten zu können. Die als Chromomeren gedeuteten Kugeln sind nicht so weit analysierbar, um feststellen zu können, ob ihre Größenzunahme vielleicht bloß auf einer Quellung der Chromatinhülle beruht, oder ob echtes Wachstum vorliegt. Besonders der größere Abstand der Chromomeren in den Ruhekernen spricht jedoch für die letztere Annahme. Für ein echtes Wachstum von Chromomer und Fibrille treten auch Painter und Griffen ein. Bauer hält dagegen ein solches Wachstum aus allgemeinen chemisch-physikalischen Gründen für unwahrscheinlich.

6. Kernwachstum durch Vervielfachung der Chromosomen

Die Analyse des Baues großer somatischer Ruhekerne hat durch die Untersuchung der Meiose insofern einen Fortschritt gemacht, als festgestellt werden konnte, daß in den großen Kernen auch die Grundelemente der Chromosomen (Chromomer und Fibrille) herangewachsen sind. Diese Vergrößerung allein — auch unter Berücksichtigung einer eventuellen zusätzlichen Vergrößerung durch Kernsaftvermehrung — würde jedoch noch nicht in befriedigender Weise die bedeutende Größe und den beträchtlichen Chromatinreichtum solcher großer Kerne erklären. So waren es willkommene Ereignisse, als es gelang, erstens festzustellen, daß die herangewachsenen Kerne im äußeren differenzierten Knollengewebe sich bei der Bildung einer Wurzelscheide wieder zu Teilungen anschicken, und zweitens Teilungen in schon differenzierten Geweben durch Verwundung hervorzurufen, denn hierdurch war es möglich, die Zahl der die Kerne aufbauenden Chromosomen festzustellen*. Die dabei gemachten Beobachtungen zeigten, daß die beträchtliche Größe dieser Kerne tatsächlich nicht allein durch Wachstum der chromosomalen Grundelemente und durch Kernsaftvermehrung zustande gekommen ist, sondern daß sie vor allem auf eine Vervielfachung der Chromosomen während des sogenannten Ruhestadiums zurückzuführen ist. Es wird dadurch nahegelegt, daß es sich um eine allgemeine und wesentliche Erscheinung des Gewebewachstums höherer Pflanzen handelt**.

Die Vervielfachung der Chromosomen erfolgt im entspiralisierten Zustand während des Wachstums der sogenannten „Ruhe"-kerne. Die Mittelstücke der Tochter- und Enkel-

* Da ein ausführlicher Bericht über diese Beobachtungen bereits vorliegt (Grafl), beschränke ich mich hier auf eine kurze Zusammenfassung.

** Entsprechende Vorgänge sind für tierische Gewebe seit kurzem bekannt (Bauer 1935, Berger für Dipteren, Geitler 1938b, 1939, für Wanzen).

chromosomen bzw. deren weiteren Abkömmlingen bleiben, wohl infolge ihrer heterochromatischen Beschaffenheit, beisammen und vergrößern so die Chromozentren, ohne ihre Zahl zu erhöhen. In der Prophase der polyploiden Kerne bilden sich dementsprechend aus den Chromozentren Gruppen gleichartiger Chromosomen heraus. Die Chromosomen trennen sich dann im Laufe der Mitose voneinander, bis in der Metaphase keine Gruppen mehr vorhanden sind (Abb. 12*a*). Die Tochterkerne zeigen dementsprechend keine großen, zusammenhängenden Chromozentren mehr und weisen auch infolge der Trennung der SAT-Chromosomen mehrere Nukleolen auf.

7. Cytologische Untersuchungen während der Blütezeit (*Sauromatum guttatum, Arum maculatum* und andere Araceen)

Die Araceenblüten sind schon lange durch ihre Wärme- und Duftausscheidung während der Anthese bekannt. Kraus (1883) hat als erster den dabei auftretenden Stärkeschwund im Appendix quantitativ festgestellt. Leick hat sich dann im besonderen mit der Erwärmung des Blütenkolbens befaßt und die Araceen nach Erwärmungstypen gegliedert. Aber erst im Jahre 1937 hat van Herk die Kenntnis hierüber durch seine chemischen Untersuchungen bedeutend erweitert, indem er die Vorgänge im Appendix als auf hormonaler Grundlage ablaufende Geschehnisse verständlich gemacht hat. In den männlichen Blüten werden sogenannte Aktivatoren gebildet und diese wandern dann 18 bis 20 Stunden vor dem Aufblühen in den Appendix, wo es auf umständlichen Wegen zu einer starken Steigerung der Atmungsintensität, zur Verbrennung der im Appendix gespeicherten Stärke und somit zur Erwärmung des gesamten Appendix kommt. Die dabei wirksame Substanz konnte isoliert werden.

van Herk gibt nebenbei auch einige allgemeine Beobachtungen über die Vorgänge während der Blütezeit wieder. Diese Vorgänge laufen etwa so ab: Die Spatha öffnet sich um Mitternacht oder in den frühen Morgenstunden. Der Appendix beginnt sich zu erwärmen und den bekannten unangenehmen Duft zu verbreiten. Dieser verstärkt sich bei zunehmender Temperatur und flaut mit sinkender Temperatur wieder ab. Wenn die Epidermis des Appendix ein wenig verletzt ist, kann man schon am Vorabend einen leichten, aber nicht unangenehmen Geruch verspüren. Am Abend des ersten Blühtages ist mit der Erwärmung auch der Gestank wieder vollkommen verschwunden. Gleichzeitig mit der Temperaturerhöhung findet in den Zellen des Appendix ein vollkommener Abbau der Stärke statt. An Stellen, an denen die Epidermis entfernt worden ist, tritt, wie schon Kraus mitgeteilt hat, kein Stärkeabbau ein.

Auch bei der Blütezeit muß man, wie es schon bei der Beschreibung der allgemeinen Entwicklung geschehen ist, auf die großen Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzen und ihre starke Temperaturabhängigkeit

hinweisen. Etwas zu niedrige Temperaturen oder ein plötzlicher Temperaturwechsel genügen, um den Gang der Ereignisse zu stören und die Blüten um ihre normale Entwicklung zu bringen. So ist es wohl auch zu erklären, daß die vorliegenden Untersuchungen nicht eine solche Regelmäßigkeit in dem Verlauf der Erwärmung aufzeigten, wie die genaueren Untersuchungen VAN HERKS.

Doch war dies auch für das Ziel der vorliegenden Untersuchung nicht von ausschlaggebender Bedeutung. Es galt ja festzustellen, ob die Kerne während der intensiven Arbeitsleistung des Appendix Veränderungen zeigten. Daß die Kerne sich überhaupt im Zusammenhang mit einer kurzen und intensiven physiologischen Funktion ihrer Zellen verändern können, beweisen z. B. die Beobachtungen an Spinndrüsen und Darmepithelzellen (zuletzt GEITLER 1939, wo eine nähere Analyse der Kernveränderungen im Darmepithel der Wanzen durchgeführt ist). Beobachtungen über Kernveränderungen liegen auch für eiweißverdau-

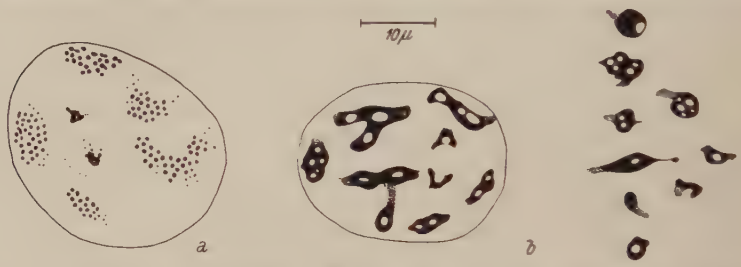

Abb. 7. *Sauromatum guttatum*. Kerne aus der Epidermis des Appendix *a* 3 Tage vor der Anthese, Appendixmitte. Es sind fünf Chromozentren im Flächenbild sowie der Nukleolus mit seinen SAT-Chromozentren dargestellt. *b* zur Zeit der stärksten Erwärmung, Appendixbasis. Es sind alle Chromozentren dargestellt, einige sind rechts außerhalb des Kernes gezeichnet. Essigkarmin, *a* heiß, *b* kalt

ende Pflanzen vor; am bekanntesten sind die Beobachtungen von ROSENBERG (1899) über die Kern- und Plasmaveränderungen in den *Drosera*-Tentakeln während der Verdauungsvorgänge. Auch in anderen lebhaft funktionierenden Zellen, unter anderem des Tapetums mancher Pflanzen, gehen Kernveränderungen vor sich. So zeigen auch die chromatinreichen Tapetumkerne von *Sauromatum guttatum* während der Meiose — die für die Tapetumzellen durch die Auflösung ihrer Zellwände und das Einwandern zwischen die spermatogenen Zellgruppen gekennzeichnet ist — stets einen klumpigen Bau ihrer Chromozentren. JACOBSON-PALEY (1920*b*) beschreibt dieselbe Erscheinung bei den Tapetumkernen von *Arum maculatum* (eine ausführliche Zusammenfassung von Arbeiten, die sich mit Kernveränderungen dieser Art befassen, gibt TISCHLER in Kap. 7).

Da bei *Sauromatum* am ersten Tag der Anthese im Appendix ein Zustand höchster physiologischer Aktivität eintritt, lag es nahe, das Verhalten seiner Kerne während dieser Zeit zu beobachten. Abb. 7*a* gibt einen Kern aus der Epidermis des Appendix vor der Anthese wieder. Abb. 7*b* stellt einen entsprechenden Kern während der maximalen Erwärmung des Appendix dar. Ein gewaltiger Unterschied!

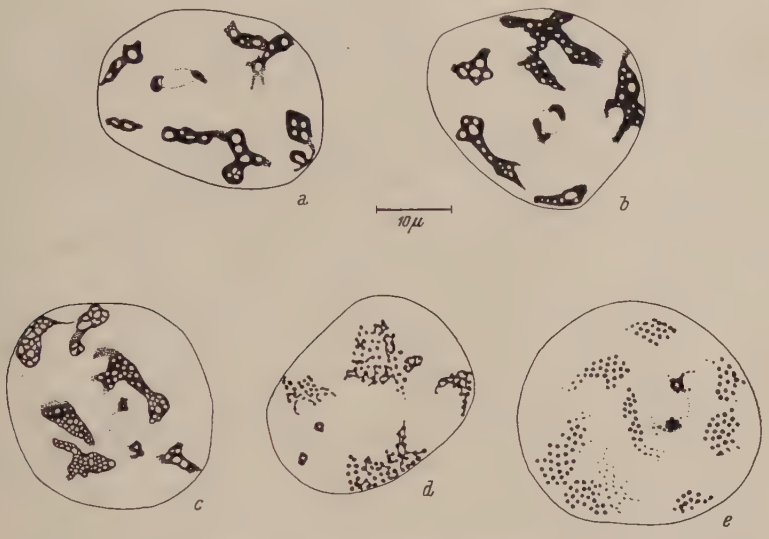

Abb. 8. *Sauromatum guttatum*

Kerne aus der Epidermis der Appendixbasis, vom Zeitpunkt der stärksten Erwärmung (*a*) bis zum völligen Rückgang der Strukturveränderungen 24 Stunden später (*e*). Es sind nur einige Chromozentren gezeichnet, meist diejenigen, die sich auf der dem Beschauer zugewendeten Kernhälfte befinden. Essigkarmin, *a* heiß, *b*—*e* kalt

In „gewöhnlichen" Kernen bestehen die Chromozentren aus Ansammlungen distinkter, hetero- und euchromatischer Chromomeren, im veränderten Kern sind sie kontrahiert und bestehen aus einheitlichen, schmierigen Massen von Chromatin, die einige Vakuolen enthalten. Diese Veränderungen, die nach Fixierung der Kerne mit Essigkarmin festgestellt wurden, sind jedoch nicht als Artefakte anzusehen, denn auch die Lebendbeobachtung zu dieser Zeit zeigt die Chromozentren als einheitliche, stark lichtbrechende Massen, in denen man die Vakuolen durch ihr unterschiedliches Lichtbrechungsvermögen erkennen kann. Die „gewöhnlichen" Kerne zeigen auch im Leben ihren feinkörnigen Bau (vgl. Abb. 10*c*, *e* mit 10*d*). Die Veränderungen der Chromozentren während der Erwärmung lassen sich wohl am besten als „vitales Artefakt" bezeichnen (Belar).

Der so verschiedene Eindruck, den die beiderlei Kerne geben, beruht ausschließlich auf Veränderungen der Chromozentren selbst. Sonst hat sich nichts geändert. So findet man die zwei SAT-Chromozentren wieder, man findet die euchromatischen Ausstrahlungen als hellere Fortsätze der Heterochromatinmassen wieder, und man kann feststellen, daß die Durchschnittsanzahl der Chromozentren, die 17 beträgt, in solchen Kernen gleich geblieben ist.

Hat der Stärkeabbau im Appendix aufgehört und ist die Temperaturerhöhung zurückgegangen, so gewinnen auch die Chromozentren ihre ursprüngliche Gestalt wieder. Nach 24 Stunden unterscheiden sich die Kerne unter normalen Umständen nicht mehr von den Appendixkernen vor der Anthese. Die Rückbildung erfolgt unter Zunahme der Vakuolenanzahl, wobei die Vakuolen gleichmäßiger angeordnet und kleiner werden. Dies führt zu einem Zustand der maximalen Vakuolisierung, in dem man aber schon Chromomeren, die noch untereinander durch Fäden verbunden sind, erblicken kann. Die Chromozentren gleichen in diesem Zustand etwa Fischernetzen, bei denen einmal die Löcher und ein andermal die Maschen die Aufmerksamkeit auf sich ziehen (Abb. 8). Der Ablauf der Veränderung im Kern bis zur maximalen Kontraktion der Chromozentren erfolgt entsprechend in umgekehrter Reihenfolge.

Die geschilderten Veränderungen gehen aber nicht nur in den Kernen der Epidermiszellen vor sich, sondern sie finden in fast allen Zellen des Appendix statt. Die obige Schilderung gilt also in gleicher Weise für die unter der Epidermis liegenden, stärkehaltigen Zellen, wie auch für die Schließzellen, obwohl die Kleinheit der Kerne und Chromozentren die Veränderungen hier nicht so deutlich erscheinen läßt.

Bei der Betrachtung solcher Kernveränderungen drängen sich naturgemäß mehrere Fragen auf. Diejenigen, die im Rahmen dieser Arbeit am nächsten liegen, lassen sich etwa so zusammenfassen:

1. Wie verhalten sich die Kerne in den männlichen, weiblichen und sterilen Blüten*, wo ein langsamerer Stärkeabbau und eine geringere Temperatursteigerung zu verzeichnen sind?

2. Stehen die Kernveränderungen mit der Temperatursteigerung oder mit der Schnelligkeit des Stärkeabbaues im Zusammenhang?

3. Sind die Kernveränderungen als Zeichen aktiver Teilnahme der Kerne an den Vorgängen im Appendix zu werten oder sind sie als durch diese Vorgänge verursacht anzusehen?

Die erste Frage ist leicht durch weitere Untersuchungen zu beantworten. Die Temperatursteigerung in den genannten Organen ist durch VAN HERK schon sehr genau gemessen und in Zahlen und Kurven nieder-

* Mit „sterilen Blüten" sind hier wie im folgenden jene Teile des Blütenstandes bezeichnet, die sich zwischen den weiblichen und männlichen Blüten befinden und als „Hindernisorgane" (KNOLL) ausgebildet sind.

gelegt worden. Danach beginnt die Erwärmung in den männlichen Blüten und verläuft in einem langsamen Auf- und Abstieg bis zum Zeitpunkt der Pollenentleerung. Das Maximum der Temperaturerhöhung schwankt zwischen plus 2° und plus 5° C über der Temperatur der Umgebung. Die sterilen Blüten zeigen eine schwache Erwärmung während des Temperaturanstieges im Appendix. Die weiblichen Blüten weisen dagegen nur eine kaum merkbare Temperaturerhöhung auf.

Die Stärke wird in den Antheren bis zum Zeitpunkt der Pollenentleerung vollständig abgebaut, in den sterilen Blüten verschwindet sie nur aus den äußeren Schichten und ebenso auch in den weiblichen Blüten.

Die Veränderungen in den Kernen verhalten sich der Temperatur durchaus entsprechend. In den männlichen und sterilen Blüten treten Veränderungen auf, die aber weniger weitgehend sind als im Appendix (Abb. 9). Die weiblichen Blüten weisen dagegen überhaupt keine Kernveränderungen mehr auf.

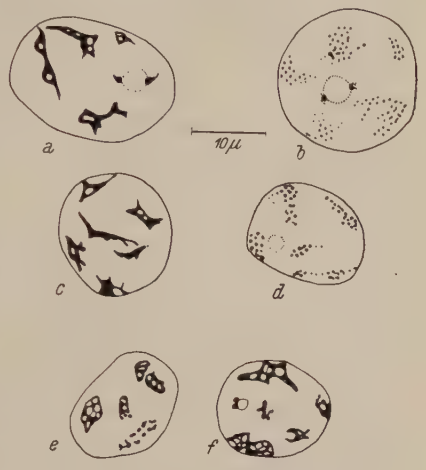

Abb. 9. *Sauromatum guttatum*
a, *b* Kerne aus der Epidermis der Anthere: *a* am Abend des ersten Tages der Anthese, *b* zwei Tage später. *c*—*f* Kerne aus der Epidermis der sterilen Blüten; *c* am Abend des ersten Tages der Anthese, *d* zwei Tage später, *e*, *f* drei Tage später. Es ist die dem Beschauer zugewendete Kernhälfte dargestellt. Essigkarmin, heiß

Im Gegensatz zum Appendix gehen die Kernveränderungen in diesen Organen aber meist nicht mehr zurück. Die Abb. 9*a* und *b*, die einen Rückgang der Veränderungen zeigen, stellen Ausnahmen dar. In der Regel bleiben die Chromozentren leicht vakuolisiert und verschmiert oder manchmal einfach auch nur „unschön" bis zum endgültigen Verwelken der Organe (Abb. 9*e*, *f*).

Die zweite Frage — nach den Zusammenhängen zwischen den Kernveränderungen und den physiologischen Vorgängen — kann an *Sauromatum* nicht durch unmittelbare Beobachtung beantwortet werden, denn die Temperaturänderung ist hier mit der Schnelligkeit des Stärkeabbaues gekoppelt. Ist der Stärkeabbau langsamer, so ist auch die Temperatur niedriger. Das eine sowohl wie das andere könnte also die Ursache dafür sein, daß in solchen Fällen die Kernveränderungen nicht so weit gehen. Um die Frage zu entscheiden, mußten also Versuche angestellt werden.

So wurden Stücke von „abgeblühten" Appendices, in denen wieder die ursprünglichen Kernstrukturen eingetreten waren, in feuchte Kammern gelegt und in den Thermostaten gestellt. Bei Einwirkung einer Temperatur von plus 35° C während 4 bis 6 Stunden konnten die Chromozentren in zusammenhängende, stark vakuolisierte Gebilde verwandelt werden. Diese entsprachen durchaus gewissen Stadien der natürlich ablaufenden Kernveränderungen. In den Zustand der Maximalkontraktion konnten die Chromozentren jedoch nicht mehr gebracht werden. Ein Rückgang der Veränderungen wurde nie restlos erreicht, weil wahrscheinlich das Gewebe schon zu sehr geschädigt war. Stücke von noch nicht „aufgeblühten" Appendices sind denselben Versuchsbedingungen unterworfen worden. Die Chromozentren erreichten dabei nur das netzige oder maximal vakuolisierte Aussehen.

Es kommt gelegentlich vor, daß die Pflanze selbst solche „Versuche" anstellt, wenn sich nämlich die Spatha während der Anthese nicht wie gewöhnlich entfaltet und herabfällt, sondern statt dessen dem heißen Appendix anliegt. In diesem Fall zeigen die Kerne der Spathaepidermis an den Berührungsstellen mit dem Appendix verschmierte, zuweilen sogar leicht vakuolisierte Chromozentren!

Durch diese erste Gruppe von Versuchen konnte also eine unmittelbare Beziehung zwischen den Kernveränderungen und der Temperatur nachgewiesen werden. Um aber vielleicht auch eine Beziehung der Kernveränderungen zu dem Stärkeabbau aufzudecken, wurden andere Objekte, in denen ein rascher Stärkeabbau ohne Temperaturerhöhung erfolgt, auf das Verhalten ihrer Kerne hin untersucht. Von solchen Pflanzen standen *Aristolochia gigas* und *Aristolochia fimbriata* zur Verfügung. Ihre Blüten verhalten sich bei der Anthese ähnlich wie die Blütenstände der Araceen. Am ersten Tag der Anthese findet in der Lippe eine Verbrennung von Stärke statt, während gleichzeitig ein kräftiger unangenehmer Duft ausgeschieden wird. An den Kernen, die dichte, fast homogene Chromozentren enthalten, konnten keine Veränderungen beobachtet werden.

Aus der Beantwortung der ersten und zweiten Frage ergibt sich fast von selbst die Antwort auf die dritte Frage. Nach allem scheint es so zu sein, daß wir die Kernveränderungen im Appendix nicht als Ausdruck einer Aktivität der Kerne ansehen dürfen, sondern daß die auf hormonaler Grundlage vor sich gehenden Veränderungen im Appendix, zu denen die Temperaturerhöhung gehört, die Änderung des kolloidalen Zustandes im Kern, im besonderen der Chromozentren, hervorrufen*.

* Die Duftausscheidung steht in keiner unmittelbaren Beziehung zu dem morphologischen Verhalten der Kerne. Dies beweist einerseits die Tatsache, daß die Kernveränderungen von *Sauromatum* auch in Blütenorganen vorkommen, von denen überhaupt kein Duft ausgeht, und anderseits die Tatsache, daß eine Duftausscheidung ohne Kernveränderungen sehr wohl möglich ist, wie es u. a. die Beobachtungen an *Aristolochia* zeigten.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß nicht der Stärkeabbau an und für sich, sondern die Schnelligkeit des Stärkeabbaues, unmittelbar aber die durch die gesteigerte Verbrennung erhöhte Temperatur die Ursache für die Veränderungen in den Kernen ist*.

Die mitgeteilten Beobachtungen stehen in Einklang mit älteren Angaben, denen zufolge die Temperatur einen Einfluß auf die Kernstruktur ausübt. Vor zwanzig Jahren ist bereits eine Arbeit von O. Hartmann erschienen, in der er sich eingehend mit dem Einfluß der Temperatur auf die Kernstruktur beschäftigte und auf experimentellem Weg zu Ergebnissen gelangte, die nun durch die Beobachtung der natürlichen Entwicklung von *Sauromatum* bestätigt worden sind.

Hartmann hat Meristeme erhöhten Temperaturen ausgesetzt und dabei festgestellt, daß die Kerne eine Volumenverminderung erfahren**, während ihre Strukturen homogener und dichter werden. Ferner konnte er beobachten, daß mit steigender Temperatur die Größe der Nukleolen abnimmt. Diese Angaben decken sich also vollkommen sowohl mit meinen am Appendix in situ gemachten Beobachtungen als auch mit meinen Versuchsergebnissen.

Über vorübergehende Änderungen der Kernstruktur sind auch wertvolle Untersuchungen an lebenden Zellen unter Einwirkung von Säuren und Laugen gemacht worden (z. B. Bancher, Shinke). Solche Arbeiten sind auch für die Beurteilung der Kernveränderungen von *Sauromatum* wichtig, da hier ebenfalls neben der Temperatursteigerung Veränderungen im p_H der Zelle vor sich gehen. Äußerlich ist dies schon am Farbumschlag des Appendix von einem dunklen Weinrot zu einem schmutzigen Grün abzulesen. Die miskroskopische Untersuchung zeigt zu diesem Zeitpunkt in den Epidermiszellen, auf deren Anthocyangehalt die Appendixfärbung hauptsächlich beruht, eine Menge kleiner und kleinster Vakuolen von lila Farbe, während vorher einige wenige, dunkelrote Vakuolen die Zellen erfüllt hatten. Die kleinsten Vakuolen zeigen sogar Brownsche Molekularbewegung. Abb. 10 versucht einen Eindruck von den Veränderungen in diesen Zellen zu geben. Da der Appendix nach der Erwärmung und dem Stärkeabbau bald unter großem Wasserverlust zugrunde geht, werden die

* Auch die Nukleolen bleiben während dieser Zeit nicht unbeeinflußt. Sie verkleinern sich während der Erwärmung des Appendix ganz beträchtlich und dehnen sich nachher wieder aus, ohne jedoch ihre ursprüngliche Größe wieder zu erlangen. Geitler (1938a), der nur „abgeblühte" Appendices untersuchte, hebt dementsprechend besonders hervor, daß die Nukleolen in den Appendixkernen auffallend klein seien. In dem Abschnitt 9 wird im Zusammenhang mit anderen Fragen noch näher auf das Verhalten der Nukleolen eingegangen werden.

** Bei *Sauromatum* sind keine genauen Messungen der Kernvolumina in genügend großer Anzahl durchgeführt worden, um hierzu etwas Endgültiges aussagen zu können, doch scheint auch bei *Sauromatum* eine Volumenverminderung vorhanden zu sein.

Zellen seitlich zusammengedrückt, wodurch die viel schmälere Zellgestalt der Abb. 10*d* verständlich wird. In diesem Zustand erfüllen wieder nur wenige, aber diesmal blaßlila Vakuolen die Zelle.

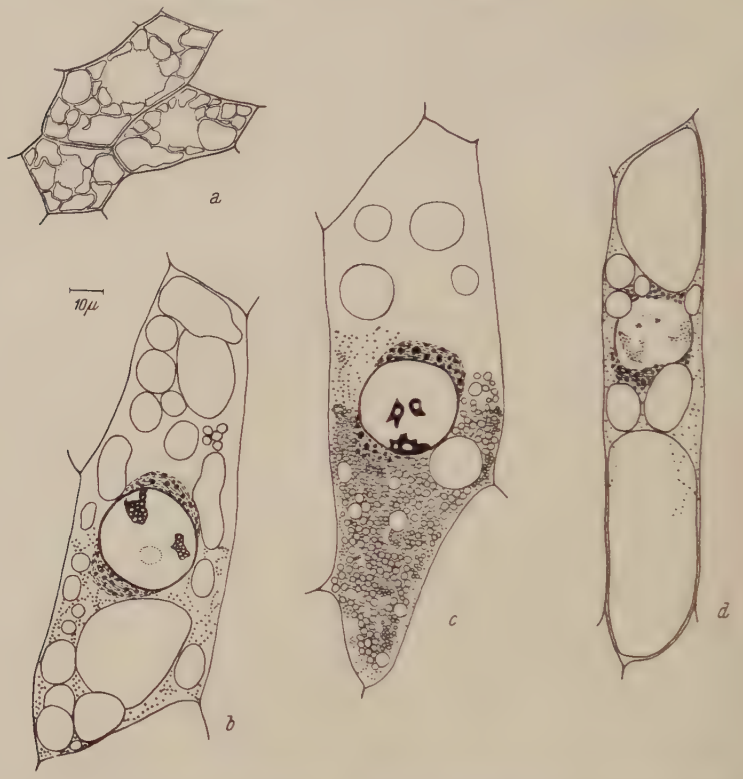

Abb. 10. *Sauromatum guttatum*. Epidermiszellen der Appendixbasis *a* etwa in der Mitte der Entwicklung; die Zelle ist von kleineren, hellroten Zellsaftvakuolen erfüllt; in der Mitte der Zelle liegt der Kern (gepunktet). *b* zu Beginn der Kernveränderungen. Die Zelle ist von ziemlich großen, dunkelroten Zellsaftvakuolen erfüllt (es sind nicht alle gezeichnet); in der Mitte der Zelle liegt der Kern, in dem man den Nukleolus (gepunktet) und die Chromozentren im Anfang ihrer Veränderungen erkennt. Um den Kern herum ist ein gelber Farbstoff gelagert; in dem Plasma befinden sich stark lichtbrechende Körnchen; sie sind nur in einer Zellhälfte dargestellt. *c* während der stärksten Kontraktion der Chromozentren. Die Zelle ist von zahlreichen kleinen, lila Zellsaftvakuolen erfüllt; in der Mitte der Zelle liegt der Kern mit den kontrahierten Chromozentren, um ihn ist der gelbe Farbstoff gelagert; die stark lichtbrechenden Körnchen und die Vakuolen sind nur in einer Zellhälfte dargestellt. *d* am zweiten Tag der Anthese; die Zelle ist von wenigen, großen, lila Vakuolen erfüllt; in der oberen Hälfte der Zelle ist der Kern sichtbar mit den wieder körnig gewordenen Chromozentren, um ihn der gelbe Farbstoff, im Plasma einige stark lichtbrechende Körnchen. Handschnitte, lebend in Leitungswasser

Die Beobachtungen an *Sauromatum* verlockten dazu, das Verhalten der Kerne in anderen Araceen, bei denen ebenfalls eine starke Erwärmung des Appendix stattfindet, zu beobachten. Die Kerne der Araceen, die ich untersuchte, sind alle Chromozentrenkerne nach der Art derer von *Sauromatum*.

Am ähnlichsten im Kernbau ist *Arum maculatum*. Sinngemäß lassen sich alle bei *Sauromatum* getroffenen Feststellungen auf *Arum maculatum* übertragen. So sind die Veränderungen in den Kernen von *Arum* denen von *Sauromatum* wesensgleich, nur stärker ausgeprägt; die Chromozentren sind noch verschmierter und langgezogener, vielleicht, weil die Chromozentren nicht so weit voneinander liegen wie bei *Sauromatum*; die Nukleolen sind meist überhaupt nicht mehr zu entdecken (Abb. 11).

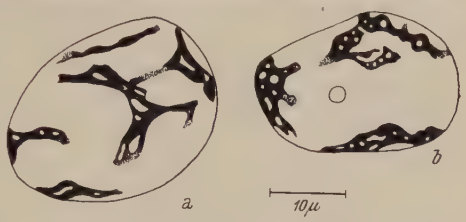

Abb. 11. *Arum maculatum*.
Kerne aus der Epidermis der Appendixbasis
a während der stärksten Erwärmung,
b drei Stunden später. Essigkarmin, kalt

Eine andere Aracee, die daraufhin untersucht wurde, war *Alocasia macrorrhiza*. Die Erwärmung des Appendix beginnt hier an der Spitze und schreitet gegen die Basis fort. Während dreier Tage erfolgt etwa um dieselbe Zeit ein Temperaturanstieg, dessen Maximum jedoch nie das des Vortages erreicht. Um 12 Uhr mittags ist die Temperaturerhöhung deutlich mit der Hand zu spüren; sie hält bis etwa 18 Uhr an. Dabei verschwindet die Stärke aus der Epidermis und den darunter liegenden Zellschichten vollkommen. Die während der Erwärmung fixierten Kerne zeigen meist klumpige, man würde sonst sagen, schlecht fixierte, Chromozentren. Weitergehende Veränderungen treten nicht ein. Dagegen fällt auf, daß sich nach dem Aufblühen in und neben den Nukleolen kleine Kristalle, wahrscheinlich Eiweißkristalle, bilden.

Weiterhin wurde der Appendix von *Amorphophallus Rivieri* untersucht. In drei aufeinanderfolgenden Tagen findet hier gegen Mittag die Duftausscheidung statt. Eine Erwärmung tritt nicht ein. Der Appendix fühlt sich im Gegenteil infolge der starken Transpiration, die durch den Austritt von zahlreichen Wassertropfen gekennzeichnet ist (Arcangeli, S. 97), ganz kalt an. Die für *Sauromatum* und *Arum* bezeichnenden Veränderungen der Chromozentren finden hier daher nicht statt. Wohl aber treten schon am ersten Tage der Anthese regelmäßig in der nächsten Umgebung der Spaltöffnungen absterbende Kerne auf. Am zweiten Tag ist auch die weitere Umgebung angegriffen, und bald entstehen auch fern von den Spaltöffnungen Nester von absterbenden Kernen. Am vierten Tage sind die meisten Kerne schon im Absterben begriffen.

III. Cytologische Einzelfragen

In den vorangehenden Abschnitten wurde versucht, ein Bild von dem Ablauf der Meiose, der Teilung polyploider Somakerne und den physiologisch bedingten Veränderungen in den Kernen des Appendix zu geben. Deshalb konnte auf weitere Fragen, die sich aus den Beobachtungen ergaben, nur so weit eingegangen werden, als es zum Verständnis der Vorgänge nötig war. Die wichtigsten dieser Fragen werden daher im folgenden gesondert besprochen werden.

8. Die SAT-Chromosomen

Aus den Untersuchungen an *Sauromatum guttatum* geht hervor, daß sich zwei einander anscheinend widersprechende Beobachtungen über das Verhalten der SAT-Chromosomen zum Nukleolus gegenüberstehen.

1. Die Untersuchung der Meiose hat gezeigt, daß der Nukleolus mit dem SAT-Chromosom nur an einer Stelle in Berührung steht, und zwar scheint der Nukleolus dem SAT-Chromosom zwischen dem ersten und zweiten Chromomer seitlich aufzusitzen. In Übereinstimmung mit dieser Feststellung steht die Beobachtung, daß in den großen somatischen Kernen dem Nukleolus zwei Chromozentren, die je einem ganzen SAT-Chromosom entsprechen, anliegen, da nie mit dem Nukleolus noch andere euchromatische Chromosomenstücke in Verbindung stehen; der Nukleolus ist also auch hier dem SAT-Chromosom nicht eingeschaltet, sondern liegt ihm seitlich an. Auch die Prophasen der polyploiden Kerne zeigen, daß in je einem dem Nukleolus anliegenden Chromozentrum die gesamten Abkömmlinge eines SAT-Chromosoms enthalten sind.

2. Anderseits ergibt die Analyse auf Grund der Mitosen in Wurzelspitzen, daß in den frühen Prophasen der Trabant auf der einen Seite des Nukleolus liegt, der übrige Teil des SAT-Chromosoms aber auf der gegenüberliegenden Seite*. Im Laufe der Mitose verringert sich zwar der Abstand zwischen dem Trabanten und dem übrigen Teil des Chromosoms, aber noch in der Metaphase zeigt eine lange, dünne Stelle in dem einen Arm des SAT-Chromosoms die sekundäre Einschnürung an. Zu erwähnen sind in diesem Zusammenhang auch die Telophasebilder, die die Trabanten auf der dem Spindeläquator zugekehrten Seite der Nukleolen zeigen. Da die Spindelansatzstelle auf der Polseite liegt, muß der Nukleolus eingeschaltet sein. Der Nukleolus liegt also nach diesen Beobachtungen dem SAT-Chromosom nicht seitlich an, sondern er liegt interkalar. Sein Durchmesser ist der Abstand zwischen dem Trabanten und dem übrigen Teil des SAT-Chromosoms.

* Dieser Teil zeigt eine Einschnürung, die als Spindelansatzstelle zu deuten ist. Die Untersuchung der Meiose bestätigt die Deutung.

Wie lassen sich nun diese unter 1 und 2 zusammengefaßten Feststellungen in Einklang bringen, und was wissen wir durch andere Beobachtungen über die Lage des Nukleolus zu seinem SAT-Chromosom?

Wir können als Regel annehmen, daß der Nukleolus an der Stelle einer sekundären Einschnürung des SAT-Chromosoms, also interkalar, gebildet wird (Heitz, Resende). Auch nach den Untersuchungen von McClintock an *Zea mays* liegt der heterochromatische Knopf (Trabant) des SAT-Chromosoms auf der einen Seite des Nukleolus, während ihm gegenüber sich der andere Teil des SAT-Chromosoms befindet. Aus McClintocks Bildern (1933) ergibt sich aber auch, daß während der Meiose von *Zea mays* der Nukleolus dem SAT-Chromosom seitlich aufsitzt (vgl. dazu auch Ernst, Darlington 1933, Marquardt).

Es stellen sich der Vorstellung wohl keine Hindernisse entgegen, daß der Nukleolus zwar an einer interkalaren Stelle des SAT-Chromosoms entsteht, dann aber je nach den Umständen (den mechanischen und chemischen Bedingungen in dem betreffenden Kern) einmal dem SAT-Chromosom eingeschaltet bleibt, ein andermal dem SAT-Chromosom seitlich gewissermaßen entquillt. In den Kernen, die in den Ruhe- oder inneren Wachstumszustand eingetreten sind, und in der Meiose vollzieht sich offenbar eine Lageverschiebung des Nukleolus am SAT-Chromosom, während diese in meristematischen Kernen (Interphase-Kernen) unterbleibt. Eine endgültige Klärung steht allerdings noch aus; sie wird sich auch nicht leicht erzielen lassen, da die mitotischen und meiotischen Chromosomen von *Sauromatum guttatum* sehr klein sind und die in Frage kommenden Strukturen äußerst schwierig analysierbar sind.

9. Die Nukleolen

Zu dem schwierigen, oft bearbeiteten Problem der Funktion der Nukleolen (Zusammenfassung bei Greis, auch bei Tischler, Kap. 4e), konnten die Beobachtungen an *Sauromatum* nur einen kleinen Beitrag liefern. Als bemerkenswerte Tatsache ist zunächst zu erwähnen, daß sich die Größe der Nukleolen in den Kernen des Appendix zur Zeit der Anthese stark verändert.

Der Nukleolus der Epidermiszellen der Appendixbasis verkleinert sich bis zum Zeitpunkt der größten Erwärmung auf rund ein Zwölftel der Größe, die er vor Beginn des Aufblühens hatte*.

Bei *Arum maculatum* werden diese Nukleolen oft sogar vollkommen unsichtbar. Beim Erkalten des Appendix nimmt der Nukleolus wieder an

* Die Messungen wurden an derart fixiertem Material vorgenommen, daß sich vergleichbare Mittelwerte ergaben. Völlig genaue Einzelwerte sind aus methodischen Gründen nicht möglich; die mitgeteilten Werte können also nur einen ungefähren Überblick geben. Die Zahlen beziehen sich auf die Volumina der Kerne und Nukleolen.

Größe zu, erreicht jedoch nur etwa das Dreifache seines kleinsten Volumens wieder. Gegenüber den Nukleolen vor dem Aufblühen hat also insgesamt eine Verkleinerung auf ein Viertel stattgefunden. Auffallend ist die oft langgestreckte Form, die der Nukleolus während der Erwärmung annimmt. Dies erklärt sich dadurch, daß die beiden SAT-Chromozentren sich einem gleichmäßigen Schrumpfen des Nukleolus hemmend entgegenstellen, ihn sozusagen an zwei Seiten festhalten; tatsächlich befinden sich die beiden SAT-Chromozentren in Richtung der langen Achse des Nukleolus an gegenüberliegenden Stellen.

Es scheint nach den Beobachtungen an *Sauromatum*, als ob die Temperatur einen starken Einfluß auf die Nukleolengröße ausübte, die Temperaturerhöhung also die Verkleinerung der Nukleolen zur Folge hätte. Dies stände mit den schon erwähnten Beobachtungen HARTMANNS in Einklang, wo auf experimentelle Weise durch die Erhöhung der Temperatur eine Verkleinerung der Nukleolen erreicht werden konnte. Im Falle von *Sauromatum* findet aber neben der Temperaturerhöhung im Appendix noch ein schneller Stärkeabbau statt. Vielleicht steht also die Größenabnahme der Nukleolen auch mit diesem im Zusammenhang.

Wir erinnern an die Beobachtungen FR. WEBERS über die Nukleolen der Schließzellen von *Dahlia variabilis* und an die Untersuchungen von FISCHER an Blattkulturen von *Peperomia blanda* und *Bryophyllum Daigremontianum*. Beide Forscher stellten eine deutliche Abhängigkeit der Nukleolengröße von dem Stärkestoffwechsel der Zellen fest. Mit dem Schwinden der Stärke aus den Zellen geht eine Verkleinerung der Nukleolen einher, die sogar bis zum völligen Schwund derselben führen kann. FISCHER beobachtete, daß die Nukleolen im Blattgewebe am Morgen kleiner sind als am Abend (während der Nacht wird die Stärke in den Zellen abgebaut), daß die Nukleolen bei längerer Verdunklung ganz verschwinden (die Verdunklung bedeutet ein Aufbrauchen der Reservestoffe), daß aber anderseits die Nukleolen bei besserer Ernährung des Gewebes größer werden. Nach FR. WEBER schwinden die Nukleolen in den Schließzellen bei Spaltenöffnung während der Mittagsstunden, also dann, wenn die Stärkemenge in den Chloroplasten der Schließzellen am geringsten ist. Bemerkenswert ist hier auch die Angabe ROSENBERGS (1899), daß die Nukleolen in den gereizten Drüsenzellen der *Drosera*-Tentakeln immer kleiner werden und zeitweise überhaupt nicht mehr aufzufinden sind.

Eine engere Beziehung der Nukleolen zum Stoffwechsel läßt sich weiterhin den häufigen Angaben entnehmen, wonach die Nukleolen in Zellen mit einer besonderen Funktion auch besonders groß sind. Deshalb lag es nahe, *Sauromatum* ebenfalls in dieser Hinsicht zu prüfen, um das Größenverhältnis der Nukleolen zu den Kernen in Raphidenzellen und Gefäßanlagen quantitativ zu erfassen. Bei *Sauromatum* sind allerdings die Größenunterschiede nicht immer sehr beträchtlich.

Die Entwicklung einzelner meristematischer Zellen zu Raphidenzellen deutet sich an durch das Auftreten dichteren Plasmas, durch die Zunahme der Kerngröße gegenüber der Zellgröße und durch die Zunahme der Nukleolengröße gegenüber der Kerngröße. Während das Verhältnis vom Nukleolus zum Kern in gewöhnlichen Meristemzellen zwischen 1 : 25 und 1 : 17 schwankt, beträgt es im Durchschnitt in den jungen Raphidenzellen 1 : 14. Im Laufe der Entwicklung verringert sich nun der Unterschied, doch bleibt das Verhältnis N : K immer größer als in anderen, entsprechend alten Kernen. So beträgt das Verhältnis in Raphidenzellen mittleren Alters durchschnittlich 1 : 30. In einem besonders großen, noch meßbaren Kern bestand sogar das Verhältnis N : K wie 1 : 20. An älteren Kernen kann man keine Messungen mehr durchführen, da die Kerne eine unregelmäßig gelappte Gestalt angenommen haben und auch der Nukleolus seine runde, bzw. ovale Form verloren hat.

Im Gegensatz zu den Raphidenzellen zeigen die Gefäßzellen im Verlauf ihrer Differenzierung zunächst kein anderes Größenverhältnis zwischen Nukleolus und Kern als die Zellen ihrer Umgebung. Während des weiteren Wachstums tritt jedoch ein Unterschied ein, indem die Nukleolen der Gefäßzellen ihr jugendliches Größenverhältnis zum Kern beibehalten, in den benachbarten wachsenden Zellen der Nukleolus aber gegenüber dem Kern in dem Wachstum zurückbleibt. In Gefäßzellen mittleren Alters besteht eine Beziehung von N : K wie 1 : 20. Mit fortschreitendem Alter der Kerne werden aber auch hier die Messungen durch die immer unregelmäßigere Gestalt der Kerne erschwert. Außerdem sind die alten Gefäßkerne kaum mehr unverletzt in ihrer ganzen Größe in das Präparat zu bekommen. In einem Fall, in dem dies dennoch gelang, ergab die Messung ein Verhältnis von N : K wie 1 : 17. Dazu ist aber zu bemerken, daß die Nukleolen der Gefäßkerne stark vakuolisiert sind, und oft auch Nukleolenknospen vorhanden sind.

Das Verhältnis N : K ist in der Spatha- und Appendixepidermis, die keine physiologischen Besonderheiten aufweisen, kein anderes als etwa in der Laubblattepidermis. Für die Kerne der inneren Spathaepidermis gelten folgende Zahlen: In einer jungen Pflanze verhält sich N : K wie 1 : 17, um die Zeit der Anthese wie 1 : 48 bis 1 : 27. Mit dem bald nach der Blütezeit einsetzenden raschen Verwelken der Spatha verschiebt sich das Verhältnis jedoch auf 1 : 77.

In der Epidermis eines jungen Appendix beträgt das Verhältnis von N : K an der Basis 1 : 22 und an der Spitze 1 : 17. Es hält sich somit in den allgemein für jugendliche Zellen geltenden Grenzen. Kurz vor der Anthese zeigen die Kerne an der Basis das Verhältnis N : K wie 1 : 53, an der Spitze 1 : 33. Bestehen bleibt also, daß die Nukleolen an der Spitze in ihrem Verhältnis zum Kern immer größer sind, als die Nukleolen an der Basis. Die Verkleinerung der Nukleolen an der Basis während der Er-

wärmung des Appendix bringt ein Verhältnis von N : K wie 1 : 666 hervor. Am Tage nach der Anthese ist das Verhältnis N : K wie 1 : 208. So bleibt es bis zum Absterben des Appendix. Besonders beachtenswert sind die ganz kleinen Nukleolen in den Kernen der Wurzelhaube, also einem absterbenden Gewebe. Sie erreichen die Mindestgröße der Appendixnukleolen im Verhältnis von N : K wie 1 : 666. Der Nukleolus nimmt also dann nur etwa den 700sten Teil des Kernvolumens ein!

Aus den Beobachtungen an *Sauromatum* ergeben sich somit einige allgemeine Gesichtspunkte. Der Chromatinreichtum eines Kernes ist für die Größe der Nukleolen nicht ausschlaggebend. Dies zeigt sich darin, daß sowohl die chromatinreichen Kerne der Raphidenzellen (Abb. 15*b*, *c*) als auch die chromatinarmen Kerne der Gefäßzellen (Abb. 14) relativ große Nukleolen zeigen. Auch der Nukleolus in dem chromatinarmen vegetativen Kern des jungen Pollenkornes von *Sauromatum* ist, wie offenbar allgemein, besonders groß (Abb. 2*a*, 3*a*). Dagegen scheint die Art des Stoffwechsels der Zelle unmittelbar auf die Größe der Nukleolen einen Einfluß zu haben. Dort, wo der Stoffwechsel aufbauend ist, sind auch die Nukleolen groß: so in den gewöhnlichen meristematischen Zellen, in den jungen Raphidenzellen, in den jungen Gefäßzellen. Dort, wo der Stoffwechsel aufhört oder zu einem Abbau der gespeicherten Stoffe führt, werden die Nukleolen kleiner. Dafür spricht die geringe Größe der Nukleolen in absterbenden Zellen und vor allem die schnelle Größenabnahme der Nukleolen während der Erwärmung und des Stärkeabbaues im Appendix.

10. Die Chromosomengröße

In den letzten Jahren mehren sich die Angaben über Unterschiede der Chromosomengröße innerhalb eines Individuums. Die Unterschiede wurden entweder im Laufe der Entwicklung eines Gewebes festgestellt oder in verschiedenen Geweben zu gleicher Zeit.

Am häufigsten sind Größenunterschiede von Chromosomen in der Wurzel beobachtet worden. So fand z. B. Němec bei *Lilium candidum* dreierlei Chromosomengrößen. In der Wurzel von *Sauromatum* fand Geitler in den größeren Periblemzellen etwa doppelt so große Chromosomen als in den Dermatogenzellen. Durch umfangreichere Untersuchungen an *Sauromatum* konnten nun auch in anderen Geweben Unterschiede in der Größe der Chromosomen festgestellt werden. Dabei zeigte sich, daß sowohl die Länge als auch die Dicke der Chromosomen wechselt. Es gibt dicke und kurze, dicke und lange, dünne und kurze sowie dünne und lange Chromosomen. Wenn die vorliegenden Untersuchungen auch keine Verschiedenheiten im Feinbau solcher ungleich großer Chromosomen aufzeigen, so gestatten sie doch, eine Übersicht über ihr Vorkommen zu geben.

Vergleicht man die Figuren der Abb. 12*a* bis *j* miteinander, so fällt einem zuerst wohl die große Schwankung der Chromosomengröße über-

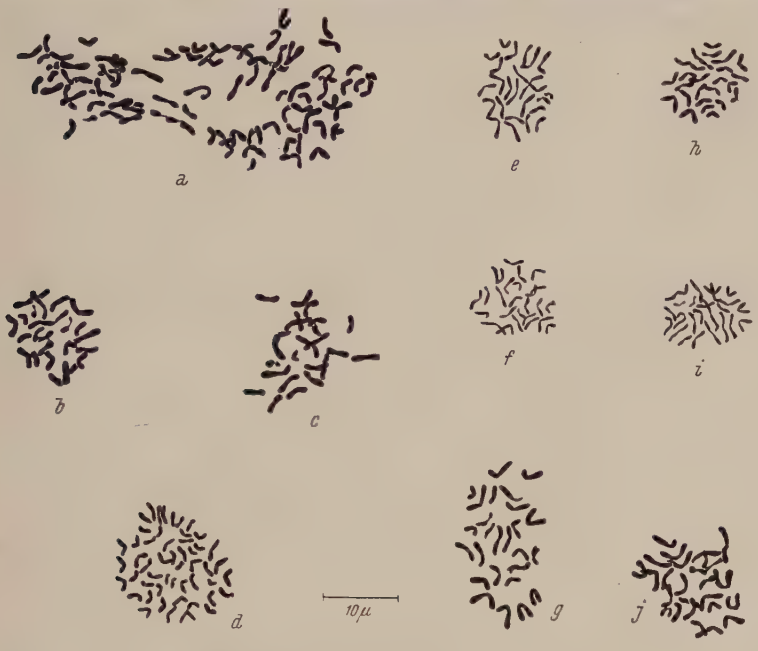

Abb. 12. Metaphaseplatten von *Sauromatum guttatum*
a 8n-Platte, gezerrt (Wundgewebe der Knolle), *b* 2n-Platte (Tochterknolle), *c* 2n-Platte (Wundgewebe der Knolle), *d* 4n-Platte (Wurzelscheide), *e*—*g* 2n-Platten aus der Wurzelspitze, *e* Periblem, *f* Dermatogen, *g* stärkehaltige Zelle, *h* 2n-Platte (Antherenepidermis), *i* 2n-Platte (Appendixepidermis), *j* 2n-Platte aus einer stärkehaltigen Zelle des Appendix. *b* und *d* Essigkarmin allein, *a*, *c*, *e*—*j* Alk.-Eisessig, Essigkarmin

haupt auf. Diese Bilder stammen von Material, welches teils mit, teils ohne vorherige Behandlung mit Alkohol-Eisessig in Karminessigsäure fixiert wurde. Aber auch in Material, das mit dem besonders gleichmäßig wirkenden Fixierungsgemisch nach FLEMMING-BENDA fixiert worden war, treten die großen Unterschiede deutlich hervor, wie die Figuren 13*a* bis *d* zeigen.

Es erscheint zunächst schwer, überhaupt Regeln für die Verteilung

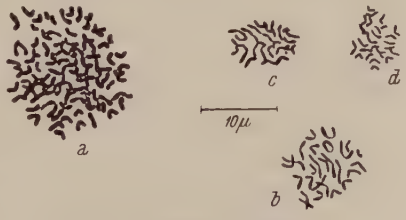

Abb. 13. Metaphaseplatten von *Sauromatum guttatum*
a 8n-Platte aus dem Wundgewebe (es sind nicht alle Chromosomen gezeichnet); *b* 2n-Platte aus dem Periblem der Wurzelspitze; *c*—*d* 2n-Platten aus einem jungen Appendix. Fix.-Gemisch nach FLEMMING-BENDA

der verschiedenen Chromosomengrößen zu finden. Es zeigt sich jedoch, daß die Chromosomen in den Epidermiszellen immer verhältnismäßig klein sind (Abb. 12*f*, *h*, *i*). So gleichen die Chromosomen des Dermatogens (Abb. 12*f*) ungefähr denen der Epidermis des Appendix (Abb. 12*i*). Hier kommen allerdings auch dickere Chromosomen vor, ebenso in der Epidermis der Anthere, des Integumentes und der Hüllblätter (Abb. 12*h*). Längere Chromosomen treten im Periblem auf (Abb. 12*e*). Auffallend ist weiter der Größenunterschied dieser Chromosomen zu den Chromosomen der stärkeführenden Zellen sowohl in älteren Geweben der Wurzel (Abb. 12*g*), als auch im Appendix (Abb. 12*j*). Ebenso groß, aber noch dicker, sind die Chromosomen in dem durch Wundreiz zur Teilung angeregten Gewebe der Knolle. Wie erwähnt, liefern diese Kerne meist polyploide Metaphaseplatten (Abb. 12*a*); aber auch die in diesen Geweben gelegentlich auftretenden diploiden Metaphaseplatten zeigen die gleiche, maximale Chromosomengröße (Abb. 12*c*). Etwas kleinere Chromosomen kommen in den Zellen der Tochterknollen vor. Die gezeichnete Metaphaseplatte (Abb. 12*b*) aus diesem Gewebe ist allerdings eine der größten; im allgemeinen sind die Chromosomen der Tochterknollen so groß wie die der stärkeführenden Zellen in anderen Geweben. Einzig dastehend ist der in Abb. 12*d* wiedergegebene Fall, wo eine polyploide, aber nicht die maximale Größe aufweisende Platte vorliegt. Diese Platte stammt aus dem vor der Wurzelspitze liegenden Gewebe, welches durch das Wachstum der Wurzel auf natürliche Weise wieder zur Teilung angeregt wurde und die spätere Wurzeltasche bildete. Leider fehlte mir die Möglichkeit, öfters in diesem Gewebe Teilungen zu beobachten, um festzustellen, ob es sich um einen Einzelfall handelt oder ob hier im allgemeinen andere Größen vorherrschen.

Hervorzuheben ist auch der in Abb. 13*c* und *d* wiedergegebene Fall, wo auf einem Längsschnitt durch den Appendix in einer Zellschichte (etwa in der vierten bis fünften Zellschichte von außen), nur durch eine kleine Anzahl von Zellen voneinander getrennt, die zwei abgebildeten, verschieden großen Metaphaseplatten zu sehen waren. Der Schnitt zeigte zwei etwa gleiche Querschnitte als zugehörige Zellgrenzen. Leider gestattete er keine Messung der Zelltiefe, sodaß hier die Entscheidung, ob zwei gleich große Zellen vorlagen, nicht gefällt werden konnte.

Aus den Beobachtungen an *Sauromatum* scheint hervorzugehen, daß die Chromosomengröße bis zu einem gewissen Grade von der Kern- und Zellgröße abhängt. Unabhängig von der Deutung im einzelnen zeigt sich jedenfalls, daß das Problem der unterschiedlichen Chromosomengröße nicht einfach im Sinne der Hypothese von G. HERTWIG gelöst werden kann. HERTWIG nimmt an, daß vergrößerte Chromosomen — ihre verschiedene Länge oder Breite wird dabei nicht berücksichtigt — durch Verdopplung, Vervierfachung usw. der Chromonemata entstünden, also

mehrwertig würden. Das Chromosomenwachstum würde also rhythmisch (diskontinuierlich) erfolgen. Demgegenüber zeigen die Beobachtungen an *Sauromatum*, daß diese Fragen verwickelter liegen, weil unter dem Begriff der Vergrößerung verschiedene Vorgänge zusammengefaßt sind. So kann die unterschiedliche Dicke der Chromosomen bei gleichbleibender Länge auf einer verschiedenen Quellung beruhen und mit der Menge des Kernsaftes in Zusammenhang stehen: für die unterschiedliche Länge der Chromosomen bei gleichbleibender Dicke kann verschiedene Spiralisierung und Wachstum der Grundelemente der Chromosomen die Ursache sein.

11. Die Veränderungen des Kernbaues in den verschiedenen Geweben

Schon vor einigen Jahren hat Jacobson-Paley (1920a) auf die ungeheure Größe des Haustorialkernes von *Arum maculatum* auf Grund von

Abb. 14. *Sauromatum guttatum*. Alter Gefäßkern aus einem Appendix. Zu beachten sind die zahlreichen, „freien", heterochromatischen Körper (vgl. S. 115, Anmerkung). Alk.-Eisessig, Essigkarmin

Beobachtungen an Mikrotomschnitten aufmerksam gemacht. Das Wachstum dieses Kernes konnte nun auch an Essigkarminpräparaten verfolgt werden. Schon etwa in der Mitte seiner Entwicklung ist er der bei weitem größte Kern, den ich überhaupt gesehen habe! Ein solcher Kern hat annähernd das 1500fache Volumen der zugehörigen Endospermkerne, wobei diese Endospermkerne selbst aber schon die Größe mittlerer Epidermiskerne aus dem Appendix haben. Sehr viel Raum nimmt allerdings in dem Haustorialkern der stark vakuolisierte Nukleolus ein. Er umfaßt etwa den zehnten Teil des Gesamtvolumens. Außerdem gibt es noch eine Anzahl kleinerer Nukleolen. In ganz jungen Haustorialkernen zeigen die Chromozentren nach Behandlung mit Essigkarmin einen körnigen Bau und liegen so dicht, daß fast die ganze Oberfläche

des Kernes mit Chromomeren bedeckt ist. Die besonders zu Beginn des Wachstums starke Zunahme an Chromatin läßt hier — im Anschluß an die bei den großen Kernen von *Sauromatum* nachgewiesene Polyploidie — auf eine besonders hohe Stufe der Polyploidie schließen.

Bei *Sauromatum* konnte die Entwicklung des Haustorialkernes nicht verfolgt werden. Der größte Kern, der bei diesem gefunden wurde, war ein Gefäßkern (Abb. 14). Offensichtlich ist seine bedeutende Größe jedoch in erster Linie durch eine Zunahme des Kernsaftes, nicht des Chromatins, zustande gekommen. Im Vergleich zu diploiden Kernen enthält ein solcher Kern allerdings auch mehr Chromatin: es muß also zu Beginn seines Wachstums auch eine Zunahme von Chromatin erfolgt sein.

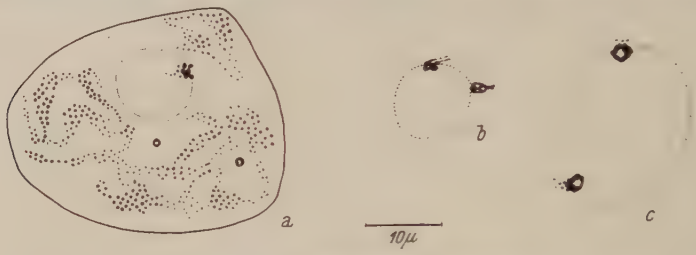

Abb. 15. *Sauromatum guttatum*
a Kern aus der inneren Epidermis der Spatha, am ersten Tag der Anthese; es ist nur eines der beiden SAT-Chromocentren dargestellt, zwei „freie" heterochromatische Körner sind sichtbar; *b*, *c* Nukleolen aus Raphidenzellen; *b* Nukleolus von durchschnittlicher Größe. *c* einer der größten Nukleolen. *a* Essigkarmin, heiß, *b*, *c* Alk.-Eisessig, Essigkarmin

Leider konnten bei *Sauromatum* keine Gefäßkerne zur Teilung gebracht werden. Doch liegen Angaben von NĚMEC vor, der durch Abschneiden von Wurzelspitzen Teilungen schon ziemlich großer Gefäßkerne erzielen konnte. Diese Kerne ergaben neben diploiden auch tetraploide Metaphaseplatten. Durch diese und meine Beobachtungen wird es wahrscheinlich, daß das Wachstum der Gefäßkerne ganz allgemein durch Kernsaftvermehrung und Chromosomenvermehrung zustande kommt.

Kerne aus der Spatha- und Appendixepidermis fallen besonders durch ihren Chromatinreichtum und ihre großen SAT-Chromozentren auf (Abb. 7*a*, 15*a*). Sie unterscheiden sich jedoch voneinander durch die Größe der die Chromozentren bildenden Chromomeren: während diese in den Appendixkernen besonders groß sind, sind sie in den Spathakernen besonders klein.

Die Kerne der Raphidenzellen enthalten mehr Chromatin als gleich große Kerne aus der Spatha- oder der Appendixepidermis, aber ihre SAT-Chromozentren sind nicht in dem entsprechenden Maße vergrößert (vgl. Abb. 15*b* mit Abb. 15*a* und 7*a*).

Wie diese Tatsachen bleibt auch der unterschiedliche innere Bau der SAT-Chromozentren in den einzelnen Kernarten noch unklar. Während die SAT-Chromozentren in den Raphidenzellen und der Spathaepidermis meist einen homogenen bzw. vakuolisierten Mittelteil aufweisen, zeigen sie in der Appendixepidermis in ihrem Mittelteil dicht gedrängte, große Chromomeren. In den Kernen der Wurzelhaube und der Laubblattepidermis stehen die SAT-Chromozentren wie kurze Stäbchen oder Schwänze einander an dem Nukleolus gegenüber, während sie in anderen Kernen wieder in Form von rundlichen Chromozentren ausgebildet sind und sich an dem Nukleolus nicht regelmäßig gegenüberliegen*.

Diese Übersicht zeigt, daß die chromatische Ausbildung der Kerne in verschiedenen Geweben bzw. Zellarten, offenbar im Zusammenhang mit ihren physiologischen Funktionen, in ganz bestimmter, morphologisch definierbarer Weise sehr verschieden ist.

Zusammenfassung

Sauromatum guttatum verliert bis zur Blütezeit durchschnittlich 17,4% des Gewichtes, das die Knolle zu Beginn der Entwicklung hatte. Je später im Jahr die Knolle zu treiben beginnt, desto kürzer ist die Entwicklungsdauer.

Bei *Sauromatum guttatum* sind wie bei *Arum maculatum* auf der inneren Epidermis der Spatha und auf der Epidermis des Appendix Ölüberzüge vorhanden. Die Epidermis des Appendix von *Sauromatum* enthält im Unterschied zu anderen Araceen keine Stärke, sondern öl- bzw. fettähnliche Substanzen.

In den Pollenkörnern von *Sauromatum guttatum* und *Arum maculatum* werden zwei Spermazellen entwickelt.

Die Meiose beginnt mit einer völligen „Zerstäubung" der Chromozentren. Nur zwei Chromomeren des SAT-Chromosoms, denen der Nukleolus seitlich anliegt, bleiben als heterochromatischer Trabant auch während dieses Stadiums sichtbar. Im Leptotän zeigen die Chromosomen größere heterochromatische und kleinere euchromatische Chromomeren. Die Chromosomenpaarung beginnt an den Trabantenchromomeren des SAT-Chromosoms, tritt dann an den heterochromatischen Mittelstücken der Chromosomen auf und erfolgt erst zuletzt an den euchromatischen Endstücken.

Die meiotischen Chromomeren sind kleiner als jene der Chromozentren der herangewachsenen Somakerne. Die gesteigerte Größe der

* In älteren Kernen der Spatha- und Appendixepidermis kommen anscheinend frei im Kernraum liegende, eigentümliche, heterochromatische Körper vor, deren Natur noch nicht geklärt ist (Geitler 1938a). Sie konnten nun auch in Kernen von Raphidenzellen, von Gefäßen (Abb. 14) und in älteren Kernen überhaupt (Abb. 15a) beobachtet werden.

somatischen Chromomeren gegenüber den meiotischen Chromomeren ist wohl als „echtes" Wachstum unter Substanzvermehrung aufzufassen. Für das Vorkommen eines solchen Wachstums sprechen auch die Größenunterschiede von Chromosomen verschiedener Zellen bzw. Gewebe.

Den wesentlichen Anteil am Wachstum der Somakerne hat die Chromosomenvervielfachung. Ausgewachsene Kerne sind tetraploid, oktoploid oder 16-ploid. Die Teilung der Chromosomen erfolgt in sogenannten „Ruhe"-kernen („innere Teilung").

Manche Kerne vergrößern sich auch durch Kernsaftvermehrung.

Durch das Maß, in dem Eigenwachstum der Chromosomen, Polyploidisierung und Kernsaftvermehrung an der Volumenzunahme beteiligt sind, wird die Differenzierung der Kerne erreicht. In drüsigen Zellen wiegt das Wachstum durch Chromatin- und Chromosomenvermehrung vor, in Gefäßkernen und im vegetativen Kern des Pollenkornes erfolgt die Vergrößerung hauptsächlich durch Kernsaftvermehrung.

Der Zustand des Chromatins ist weitgehend von den physiologischen Bedingungen der Zelle abhängig. Ganz besonders auffallend wird diese Abhängigkeit während der Erwärmung und des Stärkeabbaues im Appendix, dessen Kerne zu dieser Zeit reversibel verdichtete Chromozentren zeigen, während sie vor und nach der Erwärmung den körnigen Chromomerenbau besitzen.

Die Größe der Nukleolen nimmt während der Erwärmung und dem Stärkeabbau im Appendix sehr stark ab, bei Rückgang der Erwärmung dagegen wieder etwas zu. In lebhaft tätigen Zellen sind die Nukleolen groß, in alternden Geweben klein. Ihre Größe ist weitgehend von dem Chromatinreichtum des Kerne unabhängig.

Schriftenverzeichnis

Arcangeli, O., Osservazioni sull' impollinazione in alcune Aracee; in Nuovo Giorn. bot. ital., **15** (1883).

Bancher, E., Mikrurgische Untersuchungen an pflanzlichen Zellkernen. Biologia gen., **14** (1938).

Bauer, H., Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von *Chironomus Thummi*. Zeitschr. f. Zellforschg., **23** (1935).

— Cytogenetik; in Fortschr. d. Zool., **3** (1938).

Belar, K., Über die reversible Entmischung des lebenden Protoplasmas. I. Protoplasma, **9** (1930).

Berger, Ch., Multiplication and Reduction of Somatic Chromosome Groups as a Regular Developmental Process in the Mosquito, *Culex pipiens*. Contr. to Embryol., **27** (1938).

Darlington, C. D., Meiosis in *Agapanthus* and *Kniphofia*. Cytologia, **4** (1933).

— The internal Mechanics of the Chromosomes II. Prophase Pairing at Meiosis in *Fritillaria*. Proc. Roy. Soc. Bot., **118** (1935).

— Recent Advances in Cytology. 2. Aufl. London 1937.

Delpino, F., Staurogamia presso il *Sauromatum guttatum* in Malpighia, **4** (1890).
Ernst, H., Meiosis and Crossing over. Zeitschr. f. Bot., **33** (1938).
Fischer, H., Größenänderungen von Kern und Nukleolen im Blattgewebe. Planta, **22** (1934).
Geitler, L., Das Verhalten der Chromozentren von *Agapanthus* während der Meiose. Öst. bot. Zeitschr., **82** (1933).
— Über das Wachstum der Chromozentrenkerne und zweierlei Heterochromatin bei Blütenpflanzen. Zeitschr. f. Zellforschg., **28** (1938a).
— Die Entstehung der polyploiden somatischen Zellkerne bei Heteropteren durch wiederholte Chromosomenteilung ohne Spindelbildung und Kernteilung. Naturwiss., **26** (1938b).
— Die Entstehung der polyploiden Somakerne durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. Chromosoma, **1** (1939).
Grafl, J., Kernwachstum durch Chromosomenvermehrung als regelmäßiger Vorgang bei der pflanzlichen Gewebedifferenzierung. Chromosoma, **1**, 3. Heft, 1939.
Greis, H., Ascusentwicklung von *Tuber aestivum* und *Tuber brumale*. Zeitschr. f. Bot. **34** (1939).
Haase-Bessell, G., Gemini-Analyse. Planta, **11** (1930).
Hartmann, O., Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nukleolus und cytologische Gleichgewichtszustände. Arch. f. Zellforschg., **15** (1919).
Hearne, M. und **Huskins, L.,** Chromosome Pairing in *Melanoplus femur-rubrum*. Cytologia, **6** (1935).
Heitz, E., Die Ursache der gesetzmäßigen Zahl, Lage, Form und Größe pflanzlicher Nukleolen. Planta, **12** (1931).
Herk, A. W. H. van, Die chemischen Vorgänge im *Sauromatum*-Kolben. Rec. Trav. Néerl., **34** (1937a).
— Die chemischen Vorgänge im *Sauromatum*-Kolben II. Proc. roy. Acad. Amsterd., **40**. (1937b).
— Die chemischen Vorgänge im *Sauromatum*-Kolben III. Ebenda. (1937c).
Hertwig, G., Der Furchungsprozeß des Mäuseeies, ein Beispiel für die wiederholte Volumenhalbierung polymerer Kerne und Chromosomen durch multiple Succedanteilung. Zeitschr. f. mikr. und anat. Forschg., **45** (1938).
Huskins, L., Factors affecting Chromosome Structure and Pairing. Trans. Roy. Soc. of Canada, Section V (1932).
Huskins, L. und **Smith, St.,** Meiotic Chromosome Structure in *Trillium erectum* L. Ann. of Bot., **49** (1935).
Jacobson-Paley, R., Sur le haustorium et la formation de l'albumen dans l'*Arum maculatum*. Bull. soc. bot. Gen., **13** (1920a).
— Le periplasmodium dans les anthères de l'*Arum maculatum*. Bull. soc. bot. Gen., **12** (1920b).
Klein, G. und **Steiner, M.,** Stickstoffbasen im Eiweißabbau höherer Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., **68** (1928).
Knoll, F., Insekten und Blumen. Bd. 12 der Abhandl. d. Zool. Bot. Ges. in Wien. Wien 1926.
Kraus, G., Über die Blütenwärme bei *Arum italicum*. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle, **16** (1883—1886).
— Über die Blütenwärme bei Cycadeen, Palmen und Araceen; in Ann. Jard. de Buitenzorg, **13** (1896).

Leick, E., Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. Ber. d. d. bot. Ges., **33** (1915).
Marquardt, H., Die Meiose von *Oenothera* I. Zeitschr. f. Zellforschg., **27** (1937).
McClinstock, B., The Association of non Homologous Parts of Chromosomes in the Mid-prophase of Meiosis of *Zea mays*. Zeitschr. f. Zellforschg., **19** (1933).
Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.
Painter, T. und **Griffen, A. B.,** The Structure and the Development of the Salivary Gland Chromosomes of *Simulium*. Genetics, **22** (1939).
Resende, F., Über die Ubiquität der SAT-Chromosomen bei den Blütenpflanzen. Planta, **26** (1937).
Rimbach, A., Über die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln. Ber. d. d. bot. Ges., **11** (1893).
— Über die Lebensweise des *Arum maculatum*. Ber. d. d. bot. Ges., **15** (1897).
Rosenberg, O., Physiologisch-cytologische Studien an *Drosera rotundifolia*. Diss. Bonn 1899.
Schnarf, K., Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin 1931.
Shinke, N., An Experimental Study on Structure of Living Nuclei in the Resting Stage. Cytologia, Fujii-Jubil.-Vol. (1937).
Steiner, M. und **Löffler, H.,** Stickstoffbasen im Eiweißabbau höherer Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., **71** (1930).
Straub, J., Die Spiralstruktur der Chromosomen. Zeitschr. f. Bot., **33** (1939).
Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. 1. Hälfte: Der Ruhekern. Handbuch der Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Bd. II, Berlin 1934.
Weber, Fr., Der Zellkern der Schließzellen. Planta, **1** (1926).

Das Auftreten verholzter Zellen in Blüten und Blütenknospen

Von

August Pass (Wien)

Erster Teil

(Mit 13 Textabbildungen)

Inhaltsübersicht

Seite

I. Einleitung. Schrifttum ..... 119—124
II. Das Pflanzenmaterial. Methodik der Untersuchung ..... 124—126
III. Verholzungen im Blütenbereich:
a) der *Proteaceae* ..... 126—164
b) einiger *Myrtaceae* ..... 169—182
c) von *Monstera deliciosa* ..... 182—188
d) einiger *Acanthus*-Arten ..... 188—191
e) einiger *Papilionaceae* ..... 191—193
f) Übersicht über die Verholzungen in der Blütenregion vor und während der Anthese ..... 193—204
IV. Zusammenfassung der Ergebnisse ..... 204—209
Verzeichnis der wichtigsten Literatur ..... 209—210

I. Einleitung. Schrifttum

Als Porsch (1926) auf das fallweise Auftreten von verholzten Zellen und Geweben (außerhalb der Hadromteile) im Blütenbereich hinwies und im Zusammenhang mit dem Vogelbesuch bestimmter Blüten auf die physiologisch-ökologische Bedeutung dieser anatomischen Besonderheiten aufmerksam machte, waren ihm aus der Literatur nur wenige solcher Fälle bekannt.

Die genaue Durchsicht der Literatur hat aber ergeben, daß doch auch schon früher, wenn auch einzeln und verstreut, immer wieder Angaben über verholzte Zellen der Blütenregion vorkommen.

So hatte schon Koschewnikow im Jahre 1882 Sklerenchymfasern in den Blüten von *Silphium perfoliatum* und *Trifolium hybridum* beschrieben und in seiner Arbeit mehrere Vorkommen von Bastfasern in „nach dem Verblühen verholzenden Korollen" als (aus der Literatur) bekannt angeführt (viele *Palmae*, einige *Balanophoraceae*, *Hydnora*

americana, *Banksia*, *Amarantus*). — Luise Mueller (1893) hatte verholzte Sklerenchymzellen in den Blumenblättern einiger *Magnoliaceae*, verholzte „Stereidengruppen" unter der Epidermis der Blütenhüllblätter von *Luzula maxima* und ebensolche Sklerenchymscheiden um die Leitbündel der Blütenhülle von *Angraecum sesquipedale* und *Canna indica* beschrieben. Sie bildete auch büschelförmige „tracheale Endigungen" der Gefäßbündel in den Blumenkronzipfeln von *Reseda lutea* ab. — Von Raciborski (1895) wurde in seiner Arbeit über „die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen" eine ganze Reihe von Pflanzenarten angeführt, bei denen schon in Blütenknospen verholzte Zellen und Gewebe auftreten, denen er besondere mechanische Funktionen zuschrieb. Er hatte sklerenchymatische Gewebe in den Blütenteilen einiger *Myrtaceae* (a. a. O., S. 164ff.) und *Proteaceae* (S. 166) festgestellt (Näheres siehe in den Abschnitten IIIa bzw. IIIb der vorliegenden Arbeit); ferner große Mengen verästelter, verholzter Trichoblasten sowie Gruppen von Steinzellen in den Kronblättern von *Rhizophora coniugata* (S. 173) und in der Kronkalyptra von *Marcgravia*-Arten (S. 177); enorme Mengen von Trichoblasten in Begleitung der Gefäßbündel in den Kelchblättern von *Ceriops Roxburghiana* (S. 173), in geringerer Anzahl auch bei *Kandellia Rhedii* (S. 173f.) und bei *Bruguiera eriopetala* (S. 170); zahlreiche „verholzte polygonale Zellen", die sich „jedoch erst kurz vor dem Aufblühen stärker verdicken", in den Kelch- und Kronblättern von *Aegiceras maius* (S. 174); verzweigte Trichoblasten in großer Zahl in den Kronblättern von *Souroubea guianensis* (S. 178), spärlicher bei mehreren *Norantea*-Arten (S. 178); einen dichten Panzer von dachig übereinander greifenden, verholzten Sternschuppen an den Knospen (wie an den vegetativen Organen) von *Durio zibethinus* (S. 179); eine zusammenhängende Lage von sklerenchymatischen Zellen in den Kelchblättern (spärlicher auch in den Kronblättern) von *Aextoxicon punctatum* (S. 181); zahlreiche Gruppen von Steinzellen in der Kelchkalyptra von *Kibesia echinata* (S. 189) und eine ununterbrochene, 2 bis 3 Zellen dicke Lage von sklerenchymatischen Zellen unter der äußeren Epidermis der drei äußeren Perigonblätter von *Rapatea paludosa* (S. 191). — Velenovský (1905 bis 1913) erwähnte die dicken, holzigen Kronblätter vieler *Anonaceae*, z. B. von *Xylopia Ulei* (Bd. III., 1910, S. 930) und das harte, holzige Vexillum (Blütenfahne) der baumförmigen Papilionacee *Rourea erecta* (IV. [Suppl.], 1913, S. 158), ohne über die biologische Bedeutung dieser verholzten Gewebe etwas sagen zu können. — Goebel (1924, S. 65) kommt auf den Steinzellring der *Eucalyptus*-Kalyptra zu sprechen und berührt dessen Bedeutung für ihre Loslösung von der Blüte.

Aus dickwandigen und verholzten Zellen bestehende Gewebepartien waren auch vielfach in Samenanlagen gefunden worden. Solche Gewebe wurden von Van Tieghem (1907, angeführt bei Schnarf 1929, S. 59)

als Hypostasen bezeichnet, wenn sie sich im Nucellus unterhalb des Embryosackes befanden, als Epistasen, wenn sie in der mikropylaren Region auftraten. Eine besonders kräftig entwickelte Epistase wurde von Schnarf (1917) bei *Galeopsis tetrahit* gefunden. Von einer näheren Erörterung der Bedeutung dieser Verholzung will dieser Autor absehen; er weist jedoch auf die den verholzten Zellen anhaftende Unfähigkeit zu weiterem Wachstum hin. — Moench (1911) beschrieb sklerenchymatische Gewebe in den Griffeln einer Reihe von Papilionaceen (Näheres siehe im Abschnitt IIIe meiner Arbeit) und schrieb ihnen mechanische Funktionen zu. — Frau Leitmeier-Bennesch (1923) fand verholzte Griffelpartien bei einigen Papaveraceen *(Corydalis cava, Dicentra spectabilis, Chelidonium maius, Papaver* sp.), verholzte Epidermis und ebensolche subepidermale Sklerenchymschichten bei *Zantedeschia aethiopica*, verholzte Epidermis des Griffels und der Innenseite der Blumenkronröhre bei *Nicotiana affinis* und *N. tabacum*.

Porsch behandelte zunächst (1927 a) *Eucalyptus* (Näheres siehe im Abschnitt IIIb der vorliegenden Arbeit). Bei seinen weiteren Studien (1927b, 1929, 1930) fand er verholzte Gewebepartien in Perianth und Griffel bei einigen Proteaceen (Näheres siehe im Abschnitt IIIa meiner Arbeit), Förderung verholzter Elemente (Tracheiden und Steinzellen) in den Perianthzipfeln einiger *Loranthus*-Arten *(L. pendulus, L. linophyllus, L. sanguineus, L. celastroides* und *L. quandang)*, ferner zahlreiche Steinzellen und Bastfaserzellen im Gesamtbereich des Kelches und im Griffelgewebe, sowie in den Perigonblättern (hier auch ganz aus Holz bestehende Schwellkörper) von *Pritchardia Gaudichaudi* und *P. pacifica*.

Porsch hat als erster die physiologisch-ökologische Bedeutung der Verholzungen im Blütenbereich besonders betont. Einerseits sollen nach Porsch die zarten, beim Bestäubungsvorgang (besonders durch Vögel) arg mitgenommenen Blütenorgane (Griffel von *Eucalyptus, Banksia*) dadurch eine weitgehende Festigung erfahren. Es sei daher nicht verwunderlich, daß gerade an Vogelblumen solche sklerenchymatische Gewebe auftreten. Da aber anderseits eindeutig mechanische Elemente, wie die Bastfasern, sehr oft nicht oder nur schwach verholzt seien, dickwandige Riesensteinzellen aber vielfach an Orten zu finden seien, wo ihnen eine ausschlaggebende Festigungsleistung nicht zukommen könne, müßten die verholzten Zellen wohl noch eine andere Wirkung im Leben der Blüte haben. Diese liege, wie Porsch (1926) auf Grund seiner Theorie über die physiologische Bedeutung der Verholzung annahm, darin, daß verholzte Zellen und Gewebe als Wasserspeicher in besonderer Weise im Dienste des Wasserhaushaltes stünden, der ja auch wieder gerade bei den stark nektarabscheidenden Blüten mancher Vogelblumen *(Eucalyptus)* einer besonderen För-

derung bedürfe. Eine örtliche Verholzung im Bereiche der Perianthzipfel *(Proteaceae, Loranthaceae)* könne durch das Wasserspeichervermögen verholzter Zellwände und den bei erhöhtem Wasserreichtum gesteigerten Turgor der Zellen ein Auflockern und Auseinanderweichen der verzahnten Perianthabschnitte beim Öffnen der Blüte erleichtern. In diesem Sinne sollen auch die ganz aus Holzzellen bestehenden knopfartigen Vorsprünge an den Perigonblättern von *Pritchardia* als Schwellkörper beim Ablösungsvorgange wirken.

Alle Autoren, die sich in der letzten Zeit mit dem Studium von Verholzungen in der Blütenregion befaßten, kamen immer wieder auf PORSCH und seine Theorie zurück und schlossen sich seiner Ansicht an. Die von MOLISCH im Jahre 1932 aufgestellte Theorie über die Bedeutung des Lignins als Schutzmittel gegen Bakterien- und Pilzinfektion ist dagegen in diesem Zusammenhange bisnun kaum noch erörtert worden.

DAUMANN (1928) untersuchte Knospen und Blüten von *Nicotiana glauca* und fand eine schon mit Anthesebeginn einsetzende und in den Stadien der Postfloration und Fruchtbildung fortschreitende Verholzung des Griffels (Epidermis samt Parenchym), der Filamente (nur Epidermis) und der Korolle (innere und später auch äußere Epidermis) in ihren basalen Abschnitten. Ganz ähnlich verhalten sich auch *Nicotiana Tabacum, N. rustica, N. silvestris.* Bei *N. paniculata, N. plumbaginifolia* und *N. longiflora* weisen außerdem noch einzelne Zellschichten im Kelchblattmesophyll und vereinzelte Trichome an der Korolle schwach verholzte Wände auf. Auch DAUMANN weist auf die ökologische Bedeutung verholzter Zellen auf Grund ihres Wasserhaltungsvermögens hin.

LEOPOLDINE MUELLER (1929) fand gelegentlich ihrer blütenanatomischen Studien an *Grevillea Preissii* (siehe Abschnitt III a der vorliegenden Arbeit) Steinzellen in verschiedenen Organen der Blüte und schloß sich hinsichtlich ihrer physiologischen Deutung PORSCH an.

Bis dahin waren Verholzungen im Blütenbereich hauptsächlich an außereuropäischen oder in den Tropen beheimateten und in Europa kultivierten Pflanzen beschrieben worden.

HELLER (1933) wies nun auch auf Verholzungen bei einer Reihe von in Europa einheimischen Pflanzen, durchwegs kätzchentragenden Windblütlern, hin. Er stellte verholzte Gewebeteile in den Deckschuppen der männlichen Kätzchen von *Juglans regia, Alnus cordata, Betula pendula, Carpinus betulus* und *Ostrya carpinifolia* fest (ebenso verhielten sich *Pterocarya caucasica* und *Corylus americana*), ferner Büschel von schwach verholzten Haaren (nur Basis und Spitze) an den Antheren von *Corylus avellana, Carpinus betulus* und *Ostrya carpinifolia.* Da die Verholzung in den Deckschuppen nur an jenen Stellen auftritt, wo diese nicht untereinander gedeckt sind, und zwar bereits im Sommer oder Anfang des

Herbstes, also vor der Überwinterung, sieht Heller in dieser Einrichtung mit Hinweis auf Porschs Auffassung einen gewissen Ersatz für den sonst durch Behaarung oder Verharzung gegebenen Transpirationsschutz.

Feldhofen (1933, S. 594) fand reichliche und dabei sehr große getüpfelte Steinzellen einzeln oder in Nestern zusammenliegend im ganzen Parenchym des nektarabsondernden Blütenbodens von *Pentapterygium serpens*.

Leopoldine Mueller (1934) stellte später auch Verholzungen im unteren Teil des Rostellums und in der Wandung der Antherenfächer in Blüten und älteren Knospen der Orchidee *Dendrobium phalaenopsis* fest.

Pohl (1934) beschrieb Gruppen von Speichertracheiden im Griffelende einiger *Ericaceae*. Sie bilden bei *Ledum palustre*, *Erica arborea*, *E. caffra* und *E. hiemalis* die Leitbündelenden knapp unterhalb der Narbe. Bei *Vaccinium Myrtillus* finden sich hier zwar keine Speichertracheiden; die Leitbündelenden sind jedoch unter der Narbe auffallend verbreitert, die letzten Tracheiden kurz und ausgesprochen spindelig. Der Verholzungsgrad der Speichertracheiden ist nicht sehr hoch, was aber mit Rücksicht auf die Kurzlebigkeit des Griffels (unter Hinweis auf die Theorie von Molisch über die konservierende Wirkung der Verholzung) nicht sehr von Bedeutung sei.

Heller (1935a) untersuchte auch noch die Achsen der weiblichen Kätzchen einiger windblütiger Bäume. In den Hauptachsen sowohl der männlichen als auch der weiblichen Kätzchen derselben fehlen vor der Streckung jegliche mechanische Elemente. Bei *Alnus glutinosa* und *Betula pendula* treten aber in den Spindeln der weiblichen Blütenkätzchen nach erfolgter Achsenstreckung Bastbündel auf. Mark und Markstrahlen verholzen. Später fand Heller (1935b) noch an der Basis der gabelig verzweigten Filamente von *Carpinus betulus* verholzte Haare (siehe auch Heller 1933). Rückgreifend auf die 1933 gemachten Feststellungen betonte er die Wahrscheinlichkeit einer ökologischen Bedeutung der Verholzung für den Wasserhaushalt.

Wie man aus den Angaben verschiedener Arbeiten sieht, haben auch diese Autoren sich bemüht, das Auftreten von Verholzungen irgendwie ökologisch zu deuten. Wenn in der Blüte eine Verholzung gefunden wurde, tauchte sogleich die Frage auf: Wie kommt diese Eigenschaft dem Haushalt der Blüte zugute? Eine solche Fragestellung ist berechtigt, ja notwendig. Doch ist zu bedenken, daß es bei den Organismen unzählige Bestandteile und Eigenschaften gibt, die nicht maßgebend an dem Haushalt des ganzen Körpers oder eines seiner Organe mitwirken. Es kann also eine bestimmte Verholzung für den Pflanzenkörper oder für einen seiner Teile wichtig, ja sogar lebenswichtig sein, sie kann aber auch in dieser Hinsicht mehr oder weniger belanglos sein. In vielen Fällen leuchtet

ohne weiteres ein, daß bei Blüten, deren Besucher durch ihre Kraft und ihr Ungestüm (z. B. größere Vögel) sich nahezu als „Blütenverwüster" erweisen, eine umfangreichere Verholzung eine willkommene Verbesserung der mechanischen Eigenschaften der Blüte bewirken kann. Viel schwerer ist es, im Einzelfall angeben zu können, wie weit durch Verholzungen der nötige Wasserhaushalt einer Blüte oder eines Blütenteiles (im Sinne von Porsch) mit Hilfe bestimmter verholzter Zellen verbessert oder gar erst ermöglicht wird. Auch die Feststellung der konservierenden Wirkung der Verholzung (nach Molisch 1932) wird im einzelnen Fall auf beträchtliche Schwierigkeiten stoßen. Sicher ist nur, daß (im Sinne von Schellenberg 1896) durch die Verholzung eine Verminderung oder Unterbrechung des Wachstums einer Zelle angedeutet wird und daß durch die Einlagerung von Holzsubstanz oft frühzeitig Gestalt und Größe bestimmter Zellen und damit auch bestimmter Gewebe festgelegt wird. Eine solche Festlegung kann unter Umständen für das weitere Schicksal des betreffenden Abschnittes einer Pflanze maßgebend sein.

Alle Verholzungen, gleichgültig, wann und wo sie auftreten, lassen sich jedoch ohne Schwierigkeit auf einen gemeinsamen Vorgang zurückführen. Dieser Vorgang ist, wie Knoll (in seinen Vorlesungen) betont, das Altern der Zelle. Dafür, daß die Verholzung eine Alterserscheinung der Zellen ist, spricht die Tatsache, daß mit der Verholzung, wie man weiß, fast immer auch ein Absterben des dazugehörigen Protoplasten Hand in Hand geht und daß junge Zellen niemals verholzt sind. In diesem Sinne kann man auch die Verholzung, die man in reifen oder heranreifenden Früchten findet, nach Knoll zunächst als eine Alterserscheinung auffassen, ohne Rücksicht darauf, wie weit sie sich später fruchtökologisch bewährt.

Wenn man nun in Blüten von Pflanzen, die ganz oder teilweise holzige Früchte ausbilden, oft schon zu einer Zeit, wo sie sich erst im Knospenzustande befinden, schon verholzte, also tote Zellen findet, so liegt es nach der Meinung von Knoll recht nahe, anzunehmen, daß es sich dabei um ein Vorauseilen der Vorgänge bei der Fruchtbildung, also um ein vorzeitiges Altern künftiger Fruchtteile handelt. Aus diesem Gedankengange heraus, den sich auch bereits Daumann (1928), ein anderer Schüler Knolls, zu eigen machte, ist die vorliegende Arbeit entstanden und durchgeführt worden.

II. Das Pflanzenmaterial. Methodik der Untersuchung

Das Blütenmaterial, das ich für meine Untersuchungen benötigte, konnte ich dank dem Entgegenkommen verschiedener Gartenverwaltungen den Beständen folgender botanischer Gärten entnehmen:

a) Botanischer Garten der Wiener Universität (im speziellen Teil der Arbeit jeweils mit WU in Klammern hinter dem Artnamen bezeichnet).

b) Botanischer Garten zu Schönbrunn in Wien (mit WSch bezeichnet).

c) Gewächshäuser des Schlosses Belvedere in Wien (mit WB bezeichnet).

d) Orto Botanico di Napoli (Neapel).

Einige Papilionaceen stammen aus den aufgelassenen Steinbrüchen auf dem Troppberg bei Purkersdorf in Niederösterreich.

Die aus den Gärten übernommenen Artnamen wurden im Botanischen Institut überprüft und, wo es nötig war, richtiggestellt.

Die Untersuchungen wurden in der Weise durchgeführt, daß von den in Holundermark eingebetteten frischen oder in Alkohol konservierten Blüten (bzw. Knospen oder Früchten) oder Blütenteilen Handschnitte angefertigt und mit verschiedenen Reagenzien behandelt wurden.

Zum Nachweise des Holzstoffes wurden mit Rücksicht darauf, daß es ein verläßliches, in allen Fällen einwandfreies Reagens für Verholzung bis heute noch nicht gibt*, immer drei Reaktionen nebeneinander ausgeführt, nämlich:

1. Die Reaktion mit Phloroglucin und Salzsäure:

Die auf dem Objektträger in einem Tropfen Alkohol liegenden Schnitte wurden zunächst mit einem Streifen Filtrierpapier oberflächlich abgetrocknet, dann mit einem Tropfen einer alkoholischen Phloroglucinlösung versetzt. Nach kurzem Zuwarten, bis die Lösung sich durch das teilweise Verdunsten des Alkohols etwas konzentriert hatte, wurde ein Tropfen konzentrierter Salzsäure dazugegeben und mit einem Deckglas zugedeckt. Die Prüfung des Reaktionsergebnisses (Rotfärbung) mußte

* Die Rotfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure tritt auch bei einigen Zuckern ein, wie in letzter Zeit G. G. Friesen (1935) wieder betont und durch neue Beispiele belegt hat. Auch die anderen gebräuchlichen „Holzreaktionen" sind nicht einwandfrei. Die neue, von Friesen angegebene Färbung verholzter Zellwände mit Quecksilbersulfid, die übrigens als „Reagens" auch erst noch einer gründlichen, mit reichlichem Untersuchungsmaterial durchgeführten Überprüfung auf ihre Stichhaltigkeit in allen Fällen bedarf, konnte aus verschiedenen Gründen, vor allem wegen der dazu erforderlichen ziemlich derben Behandlung der Schnitte (30 Minuten langes Kochen!) bei meinen Untersuchungen nicht angewendet werden. Es blieb also nichts anderes übrig, als sich mit den üblichen oben angegebenen Holznachweisen, trotz Kenntnis ihrer Unzulänglichkeit, abzufinden. Dies konnte in dem vorliegenden Falle schon deshalb ruhigen Gewissens getan werden, weil die als „verholzt" bezeichneten Zellen zum größten Teil schon durch bestimmte Merkmale, wie Wandverdickung mit Tüpfeln, Schraubenleisten oder Netzverdickung, als typische „Holzelemente" gekennzeichnet sind.

dann sofort vorgenommen werden, weil schwach gefärbte Partien in vielen Fällen sehr rasch verblassen.

2. Die Mäule-Reaktion:

Zu den auf dem Objektträger oder in einer flachen Schale befindlichen Schnitten wurden zunächst einige Tropfen einer 1%igen wässerigen Kaliumpermanganatlösung gebracht. Nach einigen Minuten, während deren sich die Schnitte gelb bis braun gefärbt hatten, wurden sie mit destilliertem Wasser abgespült und hierauf mit einem Tropfen einer nur wenig verdünnten Salzsäure versehen. Nachdem sie dadurch wieder gebleicht worden waren, wurden sie abermals mit Wasser gewaschen und dann mit einem Tropfen konzentrierter Ammoniaklösung behandelt. Die so bewirkte kirschrote Färbung verholzter Membranen hält, wenn die Schnitte sofort in Glycerin gebracht werden, immerhin einige Stunden, oft tagelang an.

3. Die Reaktion mit Anilinsulfat (Gelbfärbung) wurde mit einer wässerigen Lösung von Anilinsulfat durchgeführt, die ich auf den oberflächlich abgetrockneten Schnitt brachte. Auch diese Färbung hält längere Zeit an.

Vielfach wurde auch die Chlorzinkjodreaktion angewendet, in einigen Fällen wurde die Kallichromfärbung nach Dr. Gross ausgeführt.

Zur bildlichen Darstellung der wichtigsten mikroskopischen Untersuchungsbefunde wurden mit dem großen Zeichenapparat von Reichert Zeichnungen ausgeführt. Unverholzte Gewebe wurden entweder weggelassen oder nur im Umriß angedeutet. Neben der Angabe von Objektiv, Okular und Tubuslänge wurde auf den Zeichnungen immer auch ein von einem Reichertschen Objektmikrometer mit dem Zeichenspiegel abgenommener Maßstab festgehalten.

Als „verholzt" bezeichnete ich alle jene Zellen und Gewebe, die sich mit mindestens einem der drei verwendeten Holzreagenzien färben ließen, auch wenn sie mit den anderen völlig ungefärbt blieben.

III. Verholzungen im Blütenbereich

a) Verholzungen im Blütenbereich der *Proteaceae*

An Vertretern dieser Familie wurden (abgesehen von *Banksia*, deren Verholzungen schon Koschewnikow [1882] als bekannt anführt), soweit ich sehe, verholzte Gewebe in der Blütenregion erstmalig von Raciborski (1895) festgestellt. Er fand in den Perianthblättern vieler *Protea*-Arten und anderer Proteaceen „mechanisch wirkende sklerenchymatische Zellen", besonders zahlreich und dickwandig bei *Cardvellia sublimis*.

Erst Porsch kam im Jahre 1927 im Rahmen seiner Vogelblumenuntersuchungen auf diese bemerkenswerten Gewebe zurück. Er fand in den Perianthzipfeln von *Adenanthos obovata*, die in der Knospe das

Griffelende umschließen, „Massenentwicklung von Steinzellnestern, besonders reichlich in der Nachbarschaft der Leitbündel". Im Griffelende setzt sich der Holzteil der Gefäßbündel in zahlreichen Speichertracheiden fort. Auch im Griffelende von *Darlingia spectatissima* trifft er zahlreiche „stark verdickte und verholzte Steinzellen". Die Gewebe des mechanisch stark beanspruchten Griffels von *Banksia* sp. erweisen sich als fast zur Gänze verholzt. Auf Porschs blütenökologische Deutung dieser verholzten Gewebe will ich an anderer Stelle zu sprechen kommen.

Leopoldine Mueller (1929) untersuchte Blüten von *Grevillea Preissii* und stellte auch dort in den Perianthlappen, im Griffelende und im Fruchtknoten und „dem die Nektardrüse tragenden Teile des Gynophores" Nester von Steinzellen fest.

Da in unseren Wiener Gewächshäusern (Botanischer Garten der Universität, Schönbrunn, Belvedere) viele Proteaceen gut gedeihen und alljährlich blühen, war es mir möglich, die Blüten einer größeren Anzahl von Arten zu untersuchen. Es handelt sich dabei allerdings hauptsächlich um Vertreter der besonders in Australien stark verbreiteten Gattungen *Grevillea*, *Hakea* und *Banksia*.

Es wurden untersucht:

Grevillea alpina Lindl. (WB), *G. Baueri* R. Br. (WU), *G. bipinnatifida* R. Br. (WU, WB), *G. flexuosa* Meissn. (WB), *G. Forsteri* hort. (WB), *G. glabrata* Meissn. (WU), *G. Hilliana* F. Muell. (WSch), *G. longifolia* R. Br. (WU, WB), *G. oleoides* Sieber (WU), *G. rosmarinifolia* A. Cunn. (WB), *G. sericea* Lodd. (WB), *G. Sternbergiana* Hueg. (WSch), *G. sulphurea* A. Cunn. (WB), *G. Thelemanniana* Hueg. (WU, WSch), *G. tridentifera* Sieb. (WU) und *G. vestita* Meissn. (WB).

Hakea cucullata R. Br. (WSch), *H. gibbosa* Cav. (WU), *H. oleifolia* R. Br. (WSch), *H. pugioniformis* Cav. (WU), *H. repanda* R. Br. (WU), *H. semiplana* F. Muell. (WB), *H. subulata* hort. (WU) und *H. verrucosa* F. Muell. (WB).

Banksia aemula R. Br. (WSch), *B. collina* R. Br. (WSch), *B. ericaefolia* L. (WSch), *B. integrifolia* L. (WSch), *B. marcescens* R. Br. (WSch), *B. marginata* Cav. (WSch) und *B. spinulosa* Sm. (WSch).

Leucadendron Levisanus Berg. (WB).

An allen von mir untersuchten Proteaceen-Blüten konnte ich einerseits im Griffelende und anderseits in den Endlappen der Perianthzipfel eine deutliche Vermehrung und Förderung des Holzteiles der Leitbündel feststellen. Es treten dort Tracheiden und Speichertracheiden, in vielen Fällen auch Steinzellen auf. Bei einigen Arten fand ich auch an der Blütenbasis bzw. im Gynophor verholzte Elemente.

Auf Grund der vorgefundenen Verhältnisse habe ich die von mir untersuchten Arten nach ihrer Ähnlichkeit in eine zusammenhängende Reihe gestellt. Hierbei wurden allein die Holzteile der Leitbündel mit

den an sie anschließenden Speichertracheiden sowie etwa sonst noch vorhandene verholzte Zellen und Gewebe in Betracht gezogen, während im übrigen auf irgendwelche andere anatomisch-morphologische oder systematische Beziehungen keine Rücksicht genommen wurde. Pflanzen mit relativ wenigen oder weniger verdickten Holzelementen in den Organen der Blüte wurden an den Anfang der Reihe gestellt, während jene mit der weitestgehenden Verholzung der Blütenregion am Ende eingereiht wurden.

Einige Arten, größtenteils zur Gattung *Hakea* gehörig, führen im Blütenbereich außer den Gefäßen und Tracheiden nur mehr oder weniger zahlreiche Speichertracheiden, sonst aber keine anderen verholzten Zellen. Am wenigsten weit vorgeschritten ist in dieser Hinsicht *Hakea repanda* R. Br. Diese Art besitzt ziemlich kleine, sehr zarte weißliche Blüten, die in Büscheln in den Achseln der Laubblätter stehen. Auf einem etwa 6 bis 7 mm langen Blütenstiel sitzen vier schmale, bandförmige, zirka 4 mm lange Perianthblätter, die in der offenen Blüte zurückgerollt sind. Sie haben am Ende eine löffelförmige Wölbung, in der sie je eine sehr kurz gestielte Anthere tragen. Zwischen ihnen erhebt sich ein ganz kurzer, etwa 1 mm langer Gynophor, der als eine nach vorne gewendete knieartige Anschwellung den Fruchtknoten trägt. Der Griffel ist ungefähr so lang wie der Blütenstiel, am Grunde ein wenig zurückgeneigt, in seinem oberen Teile ähnlich einem Angelhaken nach vorne und schließlich ganz kurz hinabgebogen, so daß die schief aufsitzende Narbenscheibe nach abwärts gerichtet erscheint. Das Griffelende ist gegen die Narbenscheibe hin kegelig verdickt, in ihrer Mitte liegt die Narbenöffnung auf einer flach-kegeligen Erhöhung.

Die fünf den Griffel durchziehenden Gefäßbündel (je eines vorne* rechts und links von der Mediane, je eines rechts und links vom Griffelkanal und ein breiteres hinten) erfahren im verbreiterten Griffelende eine Art Stauchung. Die bisher in einer Richtung gestreckten, prosenchymatischen Tracheiden gehen über in kürzere, gedrungenere Formen, die begleitet sind von tracheidalen Elementen von rundlicher, oft plumper, sackförmiger**, aufgetriebener oder zipfeliger Gestalt. Gleichzeitig breiten sich die Endteile der Leitbündel auf Grund einer bedeutenden Vermehrung ihrer Xylemelemente rings um den Griffelkanal fächer- bis schirmartig aus, wobei sie sich ein wenig gegen die Narbenscheibe hinneigen. Sie

* Mit den Bezeichnungen „vorne", „hinten" usw. meine ich bei der Beschreibung der Proteaceen-Blüten immer die betreffende ökologische Seite, also die, nach der hin im allgemeinen Griffel (bzw. Narbe) und Staubgefäße (bzw. Perianthblätter) gewendet sind.

** „Sackförmig" nenne ich eine Zelle von der Gestalt eines kurzen Zylinders (Seitenverhältnis im Längsschnitt etwa 3 : 4 bis 3 : 6) mit abgerundeten Kanten. Ist die Zelle mehr als dreimal länger als breit, dann bezeichne ich sie als „kolbenförmig", wenn sie dazu noch etwas gebogen oder gewunden erscheint, dann heiße ich sie „wurstförmig".

stehen durch tracheidale Querbrücken miteinander in Verbindung, so daß (im Querschnitt gesehen) ein hufeisenförmiges, vorne offenes System von Tracheiden und Speichertracheiden das obere Ende des Griffelkanals (die Narbengrube) umgibt. Die Gestalt der Tracheiden und Speichertracheiden scheint von ihrer Lage abhängig zu sein. So sind die unmittelbar an die normalen Gefäßbündel anschließenden und die im Zentrum der Stränge gelegenen Zellen meist langgestreckt, die außen und die mehr gegen die Narbe hin gelegenen kürzer, breiter und plumper, während an Knie- und Verzweigungsstellen häufig krumme, dreieckige und zipfelige Formen auftreten.

Die Gefäße und die langgestreckten Tracheiden weisen durchwegs Schraubenverdickung auf, ab und zu trifft man kleine Unregelmäßigkeiten in der Schraubenleiste, indem sie sich z. B. irgendwo in der Zellwand, meist an Knie- und Krümmungsstellen, plötzlich gabelt (wobei sich die beiden Gabeläste oft schon nach kurzer Strecke wieder vereinigen) und so einen leichten Ansatz zu einer Netzverdickung bildet. An anderen Zellen sieht man aber mehr und deutlicher solche „Ansätze" zur Netzverdickung und unter den gestauchten, breiteren Tracheiden und Speichertracheiden kann man alle Übergänge von Schrauben- bis zu richtiger Netzverdickung feststellen. Speichertracheiden mit reiner Netzverdickung sind allerdings selten.

In den übrigen Teilen des Griffels und des Gynophors setzen sich die Holzteile der Leitbündel ganz normal aus Gefäßen und Tracheiden zusammen. Nur an der Vorderseite des Fruchtknotens, wo die Gefäßbündel in die Samenanlagen abzweigen, sind die Tracheiden etwas vermehrt.

An Schnitten durch das Perianth untersuchte ich auch die dort verlaufenden Gefäßbündel und fand, daß ihre Holzteile Gefäße und Tracheiden führen. In den löffelförmigen Endlappen der Perianthzipfel aber, in deren Wölbung die Antheren sitzen, ist innerhalb der Xyleme wieder eine deutliche Vermehrung der Tracheiden wahrzunehmen. Sie sind prosenchymatisch, ihre Wände durch Schraubenbänder ausgesteift. Hin und wieder trifft man leichte Ansätze zu Netzverdickung, weitere Übergangsformen oder gar rein netzartig verdickte Zellen kommen hier aber nicht vor.

An den meisten Schnitten durch die verschiedenen Teile der Blüte wurden von mir auch Holzreaktionen ausgeführt: Mit Phloroglucin und HCl färbten sich alle Gefäße und Tracheiden deutlich karminrot, die Speichertracheiden etwas schwächer, die Faserschicht der Antheren karminrot. Mit dem Reagens nach Mäule aber konnte für keine der Zellen ein positives Ergebnis erzielt werden; nur die sehr selten auftretenden rein netzartig verdickten Speichertracheiden (im Griffelende) zeigten einen ganz schwachen, kaum noch wahrnehmbaren blaßroten Schimmer.

Einen kleinen Fortschritt in bezug auf die Verholzungen in der Blütenregion weisen *Hakea pugioniformis*, *H. subulata* und *H. oleifolia* auf.

Die Blüten von *Hakea pugioniformis* Cav. sind ähnlich, aber etwas derber und kräftiger gebaut als die von *H. repanda*: auch ist das Verhältnis des Griffels zum Blütenstiel bzw. zur Blütenhülle bei dieser Art ein etwas anderes. Der Blütenstiel ist nur etwa 3 mm lang, während der Griffel 10 mm mißt. Er ist auch hier angelhakenförmig gebogen. Die hinteren Perianthblätter sind etwa 7,5 mm lang, in demselben Sinne wie der Griffel, aber etwas stärker gekrümmt, so daß ihr löffelförmiger Endteil mit der Anthere nach abwärts gerichtet ist: die Anthere selbst sieht dabei nach innen. Die vorderen Perianthblätter (6.5 mm lang) sind nur wenig gebogen, nur die Endlappen mit den Antheren sind umgeklappt, so daß diese nach vorne abwärts sehen. Die Blütenblätter, deren Endlappen in der Knospe das Griffelende umhüllen, stehen in der offenen Blüte strahlenförmig auseinander. Der Fruchtknoten bildet eine knotenförmige, nach vorne gerichtete Anschwellung auf einem kurzen Gynophor, vor dem sich als halbringförmiger Wulst die Nektardrüse erhebt. Die Narbenöffnung liegt in der Mitte einer am Griffelende schief aufsitzenden Scheibe und sieht in der offenen Blüte gegen den Fruchtknoten hin. Der Blütenstiel ist von den für die Gattungen *Hakea* und *Grevillea* kennzeichnenden zweischenkeligen Haaren (vgl. Engler und Prantl, 1. Aufl., III./1., S. 120) bedeckt, die übrigen Organe der Blüte sind kahl.

Der anatomische Befund ergab auch für diese Art (wie übrigens für alle von mir untersuchten Proteaceen mit Ausnahme der *Banksia*-Arten) eine Stauchung der Gefäßbündel im verbreiterten Griffelende und Förderung und Vermehrung der Xylemelemente daselbst. Ich fand hier neben schraubig verdickten Tracheiden zahlreiche Speichertracheiden mit Schraubenverdickung oder höchstens schwachen Ansätzen zu Netzverdickung. Ihre plumpe Gestalt ist kurz, oft sackartig, auch zipfelige Formen sind nicht selten. In den antherentragenden Endlappen der Perianthzipfel sind die Tracheiden ebenfalls wieder vermehrt, vielfach lang wurstförmig* und ziemlich weitlumig bis sackförmig*. Gegen die Spitze des löffel- oder schaufelförmigen Endabschnittes treten in Begleitung der Gefäßbündel auch weitlumige, sackförmige oder aufgetriebene Speichertracheiden auf, deren Wände netzverdickt sind, so zwar, daß die von den breiten Verdickungsleisten freibleibenden Stellen klein und schmal schlitzförmig sind, so daß man diese Zellen vielleicht besser als „schlitzförmig getüpfelt" bezeichnen könnte. Ihre Wände sind etwas dicker als die der Schraubentracheiden.

Die Reaktionen auf Holzstoff ergaben wiederum das gleiche: mit Phloroglucin und HCl färbten sich alle Holzelemente ziemlich gleichmäßig karminrot, nur die Speichertracheiden in den Perianthzipfeln etwas blässer. Die fibröse Schicht in den Antheren wurde karminrot. Die Reaktion nach Mäule ergab einen negativen Befund: alle Gefäße

* Siehe Fußnote ** auf S. 128.

und Tracheiden blieben ungefärbt, nur die Speichertracheiden in den Blütenhüllblättern färbten sich ganz blaßrosa.

Die Blüten von *Hakea subulata* hort. sind äußerlich denen von *H. pugioniformis* zum Verwechseln ähnlich. Auch die anatomischen Verhältnisse sind die gleichen: im Griffelende vermehrte Tracheiden und Speichertracheiden, wobei alle, auch wenn sie weitlumig sind, stets schraubig verdickt erscheinen und höchstens schwache Ansätze zu Netzverdickung, nie aber reine Netzverdickung besitzen. In den Perianthzipfeln fand ich ebenfalls eine Vermehrung der Xylemelemente, die Tracheiden waren dort ziemlich weitlumig, langgestreckt, wurstförmig, gegen die Spitze hin gab es auch dickwandigere, netzverdickte oder schlitzförmig getüpfelte Speichertracheiden.

Reaktionsergebnisse wie bei *H. pugioniformis*.

Die Blüten von *Hakea oleifolia* R. Br. weichen im morphologischen Bau von den bisher beschriebenen Arten etwas ab. Der Blütenstiel ist hier länger als der Griffel bzw. die Blütenhülle. Er mißt 7 bis 9 mm, während der Griffel nur etwa 5, die Perianthzipfel 4 mm lang sind. Der Griffel ist hier nicht hakenartig gebogen, sondern strebt nach einem leichten Knie nach hinten fast gerade in die Höhe. Von einer Narbenscheibe kann man hier eigentlich nicht sprechen, die Narbenöffnung liegt auf einem am Griffelende gerade aufsitzenden spitzen Kegel. Auch die Blütenhüllblätter ragen ziemlich gerade in die Höhe, die antherentragenden Endlappen sind umgeschlagen. Der Fruchtknoten ist ganz kurz gestielt und bildet wie bei allen *Grevillea*- und *Hakea*-Arten eine nach vorne gerichtete knoten- oder knieartige Anschwellung.

An den Gefäßbündeln, die den Endteil des Griffelkanals im Bereiche der Narbengrube durchziehen, ist auch hier wieder eine Verbreiterung des Xylems wahrzunehmen sowie eine Vermehrung der Tracheiden und das Auftreten von Speichertracheiden. Alle sind ziemlich gerade, im allgemeinen langgestreckt, oft breit spindelförmig. Die englumigen haben meist Schraubenverdickung, unter den breitlumigen findet man viele mit Netzverdickung, auch solche, bei denen die bei der Netzverdickung frei bleibenden Wandstellen sehr schmal, schlitzförmig oder elliptisch sind, so daß wir sie eigentlich wieder als getüpfelt bezeichnen müssen. Die letzteren haben immer etwas stärker verdickte Wände als die gewöhnlichen Tracheiden. Im antherentragenden Endabschnitt der Perianthzipfel sind die Tracheiden wieder von Speichertracheiden begleitet, die bezüglich ihrer Wandverdickung denen im Griffelende gleichen, aber nicht spindelförmig, sondern mehr wurstartig (ziemlich englumig) oder spindelförmig sind und noch um einen Grad dickere Wände haben. Langgestreckte Tüpfeltracheiden mit schlitzförmigen oder elliptischen Tüpfeln sind auch in größerer Entfernung vom Griffelende im Rahmen der hier schon ziemlich normalen Leitbündel nicht selten.

Die Ergebnisse der Holzreaktionen waren folgende: mit Phloroglucin und HCl färbten sich alle Gefäße und Tracheiden positiv (karminrot), die schlitzförmig getüpfelten Speichertracheiden etwas blässer, die Faserschicht der Antheren karminrot. Das Reagens nach Mäule färbte die Gefäße und Tracheiden überhaupt nicht an, die netzverdickten und getüpfelten Speichertracheiden wurden ganz blaßrosa, die fibröse Schicht der Antherenwände blieb ungefärbt. Eine Probe mit Anilinsulfat bewirkte bei allen Holzelementen eine schwache Gelbfärbung, die Faserschicht blieb aber ungefärbt.

Mit Rücksicht auf ihre sehr nahen morphologischen Beziehungen zu den bisher erwähnten Arten will ich zwei Arten, nämlich *Hakea gibbosa* und *H. semiplana* schon im folgenden besprechen, obwohl sie in dieser Reihe eigentlich erst später behandelt werden müßten.

Die Blüten von *Hakea gibbosa* Cav. (auch als *H. pubescens* Schrad. beschrieben) sind in Größe und Gestalt denen von *H. subulata* bzw. *H. pugioniformis* äußerst ähnlich, nur ein wenig kräftiger gebaut. Der Gynophor ist hier ziemlich lang (zirka 2 mm) und dick. Auch bei dieser Art ist wieder eine deutliche und starke Verbreiterung und Förderung der Xyleme rings um den Endteil des Griffelkanals (Narbengrube) festzustellen, es treten dort zahlreiche Tracheiden und Speichertracheiden auf. Ihre Gestalt schwankt von prosenchymatisch bis sackförmig, auch zipfelige Formen sind häufig. Alle besitzen schraubenverdickte Wände, nur selten sieht man schwache Ansätze zu Netzverdickung.

Auch in den antherentragenden schaufelförmigen Endlappen der Perianthblätter ist eine Vermehrung der Tracheiden zu bemerken: die Leitbündel werden hier begleitet von ziemlich zahlreichen, netzartig verdickten oder schlitzförmig getüpfelten, meist sack- oder wurstförmigen Speichertracheiden. Daneben fand ich aber auch nicht wenige ausgesprochene Steinzellen von teils langgestreckter, teils zipfeliger, sternförmiger oder verästelter Gestalt. Sie begleiten die Gefäßbündel nach außen hin (Außenseite der Kuppe), die sternförmigen liegen meist in der Höhe, wo die Antheren ansetzen. Die Wände der Steinzellen sind stark verdickt, drei- bis viermal so dick wie die der Speichertracheiden, in der für Steinzellen charakteristischen Weise getüpfelt (feinporig, unregelmäßig, die Tüpfelkanäle manchmal verzweigt).

Mit Phloroglucin und HCl färbten sich alle Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden karminrot an, ebenso die Faserschicht und die Steinzellen. Mit dem Reagens nach Mäule ließen sich die Gefäße und Tracheiden nicht färben, die genetzten und getüpfelten Speichertracheiden wurden blaßrosa, die Steinzellen blieben ungefärbt oder zeigten höchstens einen leichten rosaroten Schimmer.

Die Blüten von *Hakea semiplana* F. Muell. (= *nodosa* R. Br.) sind in ihrer äußeren Gestalt ähnlich denen von *H. repanda*, aber viel kleiner

und äußerst zart. Auf dem etwa 4 mm langen dünnen Blütenstiel sitzen vier eingerollte fädliche Perianthblätter, von denen die vorderen zirka 2,5, die hinteren 3 mm lang sind. In den löffelförmigen Endzipfeln tragen sie je eine Anthere. Zwischen ihnen erhebt sich der Stempel auf einem kurzen Gynophor. Der sehr zarte Griffel ist etwa 4 mm lang und hakenförmig umgebogen. Die Narbe liegt in der Mitte einer flachen, dem Griffelende schräg aufsitzenden elliptischen Scheibe.

Auch hier traf ich im Griffelende wieder Tracheiden und Speichertracheiden (Schrauben- bis Netzverdickung), in den Perianthzipfeln neben solchen auch noch dickwandige Steinzellen von mehr oder weniger sackförmiger bis zipfeliger und sternartiger Gestalt. Es scheint, als ob ihre Gestalt hauptsächlich von den in ihrer Umgebung vorhandenen oder leicht zu schaffenden Zellzwischenräumen abhinge. Ich will darauf an anderer Stelle zurückkommen.

Die Ergebnisse der Holzreaktionen waren die gleichen wie bei *H. gibbosa*.

Die auf S. 132 unterbrochene zusammenhängende Reihe wird im folgenden wieder fortgesetzt.

Die Blüten von *Grevillea sulphurea* A. Cunn. sind weitaus größer und kräftiger gebaut als die der bisher besprochenen Proteaceen. Auf einem etwa 4 mm langen Blütenstiel sitzen vier Blumenblätter, die zwar frei, aber in ihrem unteren (breiteren) Teil zu einem krugähnlichen Gebilde zusammengeschlossen sind. Am Grunde dieses Kruges entspringt der etwa 4 mm lange Gynophor, vor dem die Nektardrüse liegt. Er trägt an seinem oberen Ende den bauchig nach vorne vorspringenden Fruchtknoten. Der Griffel ist etwa 29 mm lang, ziemlich kräftig (dicker als der Gynophor in seinem unteren Teil), die scheibenförmige Narbe sitzt sehr steil schief am verbreiterten Griffelende auf und sieht nach vorne. Die Narbenöffnung liegt auf einer flachkegeligen Erhöhung in der Mitte der Scheibe. Die vorderen Perianthblätter sind 15, die hinteren 17 mm lang, die schmalen, bandförmigen Endabschnitte der vorderen nach vorne, die der hinteren nach der entgegengesetzten Richtung hin eingeringelt. Die löffelförmig verbreiterten und vertieften Endzipfel tragen wieder in der Mulde je eine Anthere.

Die fünf den Griffel durchziehenden Gefäßbündel sind im Griffelende in der üblichen Weise verbreitert und auf Grund einer bedeutenden Vermehrung ihrer Tracheiden untereinander in Verbindung, so daß ein völlig dichter, nur vorne offener Mantel von tracheidalen Zellen das obere Ende des Griffelkanals (die Narbengrube) umgibt. Dabei sind die Stränge in Narbenhöhe rechtwinkelig nach vorne umgebogen und strahlen dann bürstenförmig gegen die Narbenscheibe hin aus (am deutlichsten ist dies natürlich an dem hinten verlaufenden Leitbündel). Außer den sehr zahlreichen schraubenverdickten Tracheiden trifft man hier sehr viele solche und auch Speichertracheiden mit Netzverdickung. Einige wenige Speicher-

tracheiden weisen große elliptische Tüpfel auf. Die große Masse der tracheidalen Elemente ist aber netzverdickt.

Auch in den Endlappen der Perianthzipfel sind die Xyleme der Leitbündel gefördert und von zahlreichen Speichertracheiden begleitet. Ihre Wände sind netzverdickt oder schlitzförmig getüpfelt.

Wie bei allen oben besprochenen *Hakea*-Arten finden sich auch bei dieser und einigen noch folgenden Arten der Gattung *Grevillea* in der offenen Blüte außer den Holzanteilen der Leitbündel und den an sie anschließenden Speichertracheiden, sowie den Faserzellen der Antherenwände, in der Blütenregion keine anderen verholzten Elemente. An der Vorderseite des Fruchtknotens, wo von den den Griffel der Länge nach durchziehenden Gefäßbündeln die Stränge in die Samenanlagen abzweigen, sind die Tracheiden fast immer deutlich vermehrt.

Die Holzreaktionen erbrachten für *G. sulphurea* folgende Ergebnisse:

Mit Phloroglucin und HCl färbten sich alle Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden mehr oder weniger karminrot, am schwächsten die netzverdickten Speichertracheiden. Die Faserschicht der Antherenwände wurde karminrot. Das Reagens nach Mäule brachte für keine der Zellen ein positives Resultat. Mit Anilinsulfat wurde höchstens eine ganz schwache, kaum noch erkennbare Gelbfärbung erzielt.

Die Blüten von *Grevillea Sternbergiana* Hueg. sind in ihrer äußeren Gestalt denen von *Hakea oleifolia* ähnlich. Der Blütenstiel mißt 8 bis 10 mm, der Gynophor 1,2, der Griffel etwa 4 mm. Die vorderen Perianthblätter sind 4,5 mm lang, ihre Endlappen nach vorne umgeschlagen, die hinteren 6 mm, ihre Endteile seitwärts zurückgekrümmt. Der Griffel ist dünn und fadenförmig, gegen die schief aufsitzende Narbenscheibe hin ziemlich unmittelbar stark verbreitert (in dieser Beziehung abweichend von *H. oleifolia*).

Im Griffelende konnte ich wiederum eine deutliche Vermehrung der Tracheiden und außerdem zahlreiche Speichertracheiden feststellen. Unter diesen sind relativ sehr viele mit Netzverdickung, nicht wenige ausgesprochen getüpfelt. Die Tüpfel sind bei einigen schlitzförmig, bei anderen oval oder elliptisch, bei vielen kreisrund bzw. porenförmig. Verhältnismäßig am stärksten verdickt sind die Wände der getüpfelten Speichertracheiden. Ihre Gestalt ist meist plump und gedrungen, oft sackartig. Ähnliche Speichertracheiden begleiten auch die Gefäßbündel in den Endlappen der Perianthzipfel. Sie haben dort noch um einen Grad stärker verdickte Wände und häufig sehr feine porenartige Tüpfel.

Es ist die Frage, ob man diese Art von Zellen überhaupt als Speichertracheiden bezeichnen soll. Sie erinnern sehr an schwächer verdickte Steinzellen, von denen sie sich aber wohl unter anderem dadurch unterscheiden, daß sie meist zahlreichere, vielfach größere und vor allem immer regelmäßig in Reihen angeordnete Tüpfel besitzen. Andere, mit diesen

Zellgebilden gemeinsam vorkommende und ihnen nach ihrer Leistung sicherlich gleichwertige Zellen haben, wie oben erwähnt, schlitzförmige und manchmal ziemlich große Tüpfel, so daß man sie unbedingt als (netzverdickte) Speichertracheiden ansprechen muß. Da aber diese beiden Typen nicht isoliert dastehen, sondern zwischen ihnen alle möglichen Übergangsstufen zu finden sind, kann man, glaube ich, die porig getüpfelten Zellen von solchen netzverdickten Speichertracheiden ableiten. Richtige Steinzellen sind, abgesehen von ihren meist bedeutend stärker verdickten Wänden, fast immer unregelmäßig getüpfelt; oft sind ganze Strecken der Zellwand frei von Tüpfeln, während diese sich an anderen Stellen häufen: die Porenkanäle sind meist besonders fein und vielfach verzweigt. Die Wände der echten Steinzellen sind häufig ungleichmäßig dick, verzerrt, manchmal geradezu als knorrig zu bezeichnen. Dagegen weisen die hier beschriebenen Zellen stets sehr gleichmäßig verdickte Wände auf. Ich will daher im folgenden solche Zellen immer als „porig getüpfelte Speichertracheiden" bezeichnen.

Abb. 1. *Grevillea glabrata* Meissn.
Fig. 1. Längsschnitt durch den Griffel der offenen Blüte, etwas seitlich vom Griffelkanal. — Fig. 2. Längsschnitt durch den löffelförmigen Endlappen eines Perianthblattes mit der Anthere. (Vergr. beider Figuren 116fach.)

Auch bei dieser Art ergeben die Holzreaktionen die gleichen Resultate wie bei den früheren Untersuchungen. Die porig getüpfelten Speichertracheiden färben sich mit Phloroglucin und HCl karminrot, mit $KMnO_4$ rosa, mit Anilinsulfat schwach gelb.

Es folgen nun einige untereinander sehr nahe verwandte Arten der Gattung *Grevillea*, deren Blüten einander sowohl morphologisch als auch anatomisch fast vollständig gleichen. (Auch das Laub weist nur sehr geringe Verschiedenheiten auf.) Es sind dies *Grevillea glabrata* Meissn. (auch als *G. Manglesii* hortul. beschrieben), *G. tridentifera* Sieb. und *G. vestita* Meissn.

Die sehr zarten Blüten von *Grevillea glabrata* Meissn. sind in überhängenden, achselständigen Trauben angeordnet. Der Blütenstiel ist 12 bis 14 mm lang, sehr dünn, nur oben ein wenig verbreitert, der äußerst

zarte und dünne Gynophor ist 1,7 mm lang. Der Fruchtknoten bildet eine verhältnismäßig sehr starke, nach vorne gerichtete kugelige Anschwellung. Der etwa 1,8 mm lange Griffel ist nach einer kurzen, engen Einschnürung knapp oberhalb des Fruchtknotens stark aufgetrieben und dick. Der steile, mit einem schmalen, leicht schrägen Saum vom Griffelende abgesetzte Narbenkegel trägt an seiner Spitze die Narbenöffnung. Die etwa 3 mm langen Perianthblätter tragen in der Mulde der deutlich löffelförmigen, zurückgebogenen Endlappen je eine Anthere.

In der Narbengegend sind auch hier rings um den Griffelkanal die Gefäßbündel verbreitert und durch tracheidale Querbrücken untereinander in Zusammenhang (Abb. 1, Fig. 1). Sie führen Tracheiden und Speichertracheiden mit Schrauben-, Netzverdickung oder Tüpfelung. Die Wände der getüpfelten Speichertracheiden, die schon sehr stark an Steinzellen erinnern, sind beträchtlich verdickt. Die feinporigen Tüpfel sind nicht immer regelmäßig angeordnet, sondern vielfach ungleichmäßig über die Wand verstreut.

In den Endlappen der Perianthzipfel sind die Gefäßbündel wieder von Speichertracheiden mit Netzverdickung oder (in den meisten Fällen) Tüpfelung begleitet (Abb. 1, Fig. 2). Die feinporig getüpfelten Speichertracheiden sind kräftig, ihre Wände noch etwas dickwandiger als im Griffelende. Besonders an der gegen die äußere Oberhaut (des löffelförmigen Endzipfels der Blütenhülle) gerichteten Seite der Gefäßbündel und an der Basis der Kuppe (vor dem Ansatz der Anthere) liegen sie dicht aneinander gedrängt (keine Interzellularen zwischen sich freilassend) zu einem förmlichen Gewebe verbunden. Ihre Gestalt ist meist isodiametral oder etwas längsgestreckt, sack- oder wurstförmig, die feinen Membrantüpfel sind nicht immer regelmäßig in Reihen angeordnet.

Die Ergebnisse der Holzreaktionen waren folgende: Mit Phloroglucin und HCl färbten sich die Gefäße, Tracheiden und stark verdickten Speichertracheiden im Griffelende und in den Perianthzipfeln deutlich karminrot, die netzverdickten Speichertracheiden etwas blässer, die Faserschicht der Antheren karminrot. Mit dem Reagens nach Mäule blieben die Gefäße und Tracheiden sowie auch die Faserschicht der Antheren völlig ungefärbt, die porigen Speichertracheiden wurden kirschrot. Anilinsulfat färbte Gefäße und Tracheiden sowie die Faserschicht höchstens äußerst schwach gelblich, die netzverdickten Speichertracheiden schwach gelb, die getüpfelten aber intensiv gelb.

Fast genau wie bei *G. glabrata* liegen die anatomischen Verhältnisse auch bei *Grevillea vestita* Meissn. und *Grevillea tridentifera* Sieb., deren Blüten sich auch morphologisch nur sehr wenig unterscheiden.

Die Blüten von *Grevillea flexuosa* Meissn. stehen in dichten, 3 bis 4 cm langen, überhängenden Trauben. Die einzelne Blüte hat einen etwa 2 mm langen Blütenstiel, an den ein 1,5 mm langer Gynophor anschließt,

der als knotenartige, hauptsächlich nach vorne gerichtete Anschwellung den Fruchtknoten trägt. Der Griffel mißt etwa 5 mm und ist stark rückwärts (d. i. also vom Traubenende weg) gebogen, sein Ende geradegestreckt und schwach verbreitert. Die Narbenöffnung liegt an der Spitze eines sehr kurzen, gerade aufsitzenden Kegels. Die Blütenhüllblätter sind vom Griffel weg nach vorne gewendet, die beiden hinteren fast 7, die vorderen fast 6 mm lang. Sie sind bandförmig und tragen im löffelförmigen Endteil je eine Anthere.

Im Griffelende sind auch hier wieder die Gefäßbündel etwas verbreitert, aufgespalten und durch Förderung der Holzelemente miteinander verbunden. Die Tracheiden sind vermehrt, Speichertracheiden mit Netzverdickung treten hinzu. Sie haben besonders starke Wände. Manchmal sind die bei der Netzverdickung ausgesparten Zwischenräume sehr klein, so daß man fast von Tüpfeln sprechen muß.

Eine Förderung verholzter Zellen ist auch hier wieder in den Perianthzipfeln festzustellen. Die Holzteile der dort verlaufenden Gefäßbündel erfahren in den löffelförmigen Endlappen eine Bereicherung. Sie werden begleitet von netzverdickten Speichertracheiden einerseits und porig getüpfelten Speichertracheiden anderseits. Diese Zellen, die man auch schon als Steinzellen bezeichnen kann, sind unmittelbar vor der Endkuppe, wo die Anthere ansetzt, besonders gehäuft. Dort sind sie auch auffallend dickwandig.

Die Holzreaktionen erbrachten folgende Ergebnisse: Mit Phloroglucin und HCl färbten sich Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden karminrot (die netzverdickten etwas blässer), die stark dickwandigen, porig getüpfelten Speichertracheiden vielfach noch intensiver, manchmal aber (besonders die äußeren) nur sehr blaß oder gar nicht. Das Reagens nach Mäule färbte die Gefäße nicht an. Die Speichertracheiden wurden zum Teil (die dickwandigeren) blaßrosa, die porig getüpfelten in den Perianthzipfeln färbten sich zum Teil karminrot, viele nur sehr blaß oder gar nicht. Mit Anilinsulfat färbten sich alle angeführten Zellen und Gewebe ziemlich gleichmäßig gelb, die dickwandigen porig getüpfelten Speichertracheiden etwas intensiver.

Hier will ich noch die Ergebnisse der Untersuchungen von *Leucadendron Levisanus* Berg. einfügen, der einzigen mir zur Verfügung stehenden Art dieser Gattung. Die Blüten stehen in endständigen Köpfchen (gestauchten Trauben ?) beisammen. Korollinische oder überhaupt irgendwie von den übrigen Laubblättern abweichende Hochblätter oder Hüllblätter sind nicht ausgebildet. Die Blüten sind etwa 5 mm lang und sehr zart. Die Perianthblätter (zirka 5 mm, die beiden vorderen etwas kürzer) sind bis etwa zu ihrer Mitte zu einer Röhre zusammengeschlossen, ihre antherentragenden Endlappen auseinandergebogen. Am Grunde des sehr zarten fädlichen Griffels, der gegen die an seiner Spitze liegende Narbe

ein wenig keulig verdickt ist, entspringen vier fadenförmige Emergenzen, die vermutlich den lanzettlichen Schuppen von *Banksia* homolog sind. Sie haben eine Länge von fast 2 mm. Außerdem trägt der Griffel am Grunde zahlreiche lange einzellige Haare.

An Längsschnitten durch den Griffel stellte ich fest, daß in dessen keulenförmigem Endabschnitt rings um den Griffelkanal die tracheidalen Elemente deutlich vermehrt und gefördert sind. Ich traf hier im Anschluß an die Gefäßbündel sehr viele Speichertracheiden mit auffallend zarter und enger, nirgendwo sonst noch ähnlich beobachteter Netzverdickung.

Ebensolche und außerdem sehr viele schraubenverdickte, kurze, oft ziemlich weitlumige Tracheiden fand ich in den Endlappen der Perianthzipfel. Gegen deren Spitze hin liegen nur noch netzverdickte Speichertracheiden.

Mit Phloroglucin und HCl erwiesen sich alle diese Zellen als verholzt (deutlich karminrot). $KMnO_4$ färbte nur die netzverdickten Speichertracheiden rosa bis kirschrot.

Die grünlichweißen Blüten von *Grevillea Hilliana* Sm. stehen in langen (2 dm und mehr) und reichblütigen überhängenden Trauben in den Achseln der Laubblätter. Die einzelnen Blüten sind ebenso wie die ganzen Trauben denen von *Grevillea flexuosa* sehr ähnlich, nur etwas größer. Die im gestreckten Zustand etwa 20 mm langen Blüten stehen auf 3 mm langen Blütenstielen. Der Fruchtknoten ist kurz (1 mm) gestielt, vor dem Gynophor liegt die Nektardrüse. Der Griffel ist 18 mm lang, in der offenen Blüte gegen das Traubenende hin zurückgebogen bis eingerollt. In der entgegengesetzten Richtung sind die bandförmigen Perianthblätter (die vorderen 8, die hinteren 9 mm lang) eingerollt.

Im schwach verbreiterten Griffelende sind auch hier wieder die Gefäßbündel ausgebreitet und gegen die Narbe hin gewendet, ihre Xylemelemente bedeutend vermehrt. Es treten viele Speichertracheiden mit Netzverdickung bis Tüpfelung auf, sehr zahlreich sind auch jene porig getüpfelten Speichertracheiden vertreten, die oft schon erheblich verdickte Wände aufweisen und dadurch an Steinzellen gemahnen. Ihre Tüpfel sind ziemlich groß, sehr zahlreich und gleichmäßig über die Wand verteilt.

Auch in den löffel- oder schaufelartigen Endlappen der Perianthzipfel sind die Leitbündel wieder von netzverdickten bis getüpfelten Speichertracheiden begleitet. Zahlreich sind auch hier großlumige, meist isodiametrale, mit stark verdickten Wänden versehene Zellen, die wir wohl als Steinzellen bezeichnen müssen, obwohl viele von ihnen noch die für Speichertracheiden kennzeichnenden regelmäßig in Reihen angeordneten Tüpfel aufweisen. Bei den dickwandigsten ist dies übrigens nicht mehr der Fall. Offenbar bestehen also gewisse genetische Zusammenhänge zwischen diesen Zellen und den schon oft erwähnten porig getüpfelten Speichertracheiden.

Holzreaktionen: mit Phloroglucin und HCl färben sich alle Gefäße und Tracheiden rot, die dünnwandigeren (netzverdickten) Speichertracheiden schwach, die dickwandigen (Steinzellen) stärker, ebenso die Faserschicht. Mit dem Mäule-Reagens bleiben Gefäße und Tracheiden sowie die Faserschicht ungefärbt, die Speichertracheiden färben sich

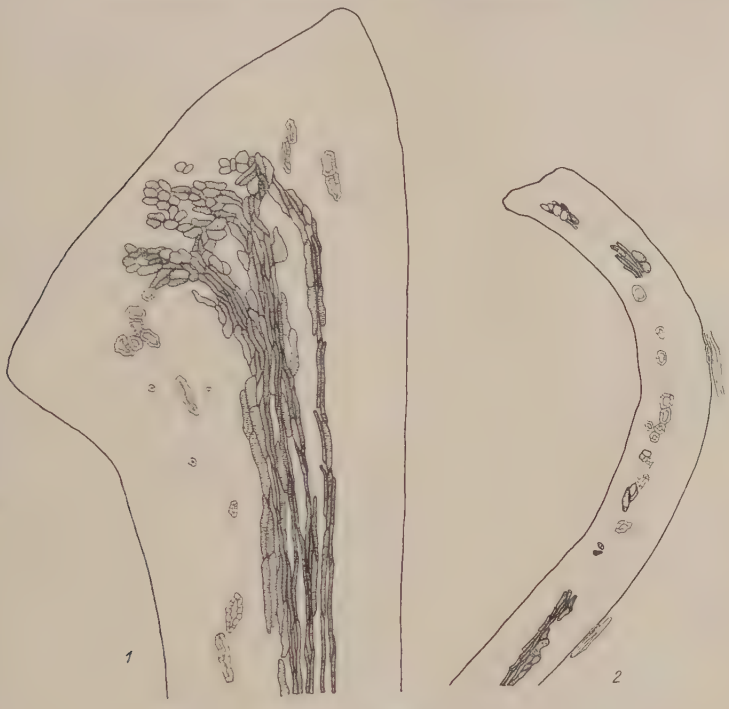

Abb. 2. *Grevillea Thelemanniana* Hueg.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Griffelende der offenen Blüte etwas seitlich vom Griffelkanal. (Vergr. 140fach.) — Fig. 2. Längsschnitt durch den löffelförmigen Endlappen eines Perianthblattes. (Die an der Außenseite sitzenden Haare wurden der Vollständigkeit halber eingezeichnet, obwohl sie unverholzt sind.) (Vergr. 118fach.)

rosa, die dickwandigen deutlich kirschrot. Mit Anilinsulfat färben sich die Tracheiden und netzartig verdickten Speichertracheiden schwach gelb, intensiv gelb aber die dickwandigen getüpfelten Zellen; ebenso die Faserschicht.

Grevillea Thelemanniana Hueg. ist morphologisch von der von Leopoldine Müller (1929) beschriebenen *Grevillea Preissii* Ldl. et Meissn. kaum zu unterscheiden. Die Blüten sind 23 bis 24 mm lang, wovon 4 bis 5 mm auf den Blütenstiel entfallen. Ebenso lang ist der Gynophor, während der Griffel etwa 18 mm mißt. Der Fruchtknoten

bildet eine starke knieartige Anschwellung nach vorne. Der Griffel ist in der offenen Blüte gerade, nur das oberste Stück, das gegen die schief aufsitzende Narbenscheibe hin keulig verdickt ist, ist ein wenig vorgeneigt, so daß die Narbe nach vorne sieht. Die basalen, breiteren Teile der an sich freien Perianthblätter sind zu einem krugähnlichen Gefäß rings um Nektarium, Gynophor und Fruchtknoten zusammengeschlossen. Oberhalb des Fruchtknotens sind ihre bandförmigen Teile, die im löffel- oder schaufelartig vertieften Endabschnitt die Antheren tragen, eingerollt. Die vorderen Perianthblätter sind etwa 8,5 mm lang, die hinteren 10 mm.

Auch bei dieser Art sind die Xyleme im Griffelende gefördert (Abb. 2, Fig. 1). Neben gewöhnlichen Tracheiden treten Speichertracheiden auf. Die dickwandigsten unter diesen sind porig getüpfelt, meist von ungefähr isodiametraler Gestalt und stellen wieder die schon oft erwähnten Mitteldinge zwischen Speichertracheiden und Steinzellen dar. Die übrigen tracheidalen Zellen sind schrauben- bis netzartig verdickt. Neben diesen Zellen und auch zwischen ihnen kommen aber auch einzelne oder zu Nestern gehäufte richtige Steinzellen vor. Ihre Wände sind sehr kräftig, oft ungleichmäßig verdickt, unregelmäßig getüpfelt, die feinen Porenkanäle oft verzweigt. Ihre Gestalt ist meist annähernd isodiametral, die zu unterst (gegen den zylindrischen Teil des Griffels hin) gelegenen sind gewöhnlich ein wenig langgestreckt und englumiger. Von ebensolchen sehr dickwandigen Steinzellen werden auch die Gefäßbündel im Endabschnitt der Perianthblätter begleitet (Abb. 2, Fig. 2). Auch hier gibt es isodiametrale und sackförmige bis langgestreckte Formen; daneben auch noch netzverdickte oder getüpfelte Speichertracheiden.

Die Holzreaktionen hatten folgendes Ergebnis: Mit Phloroglucin und HCl färbten sich alle erwähnten Zellen karminrot, ein wenig schwächer die netzverdickten Speichertracheiden, intensiv die dickwandigen Steinzellen. Mit $KMnO_4$ usw. blieb alles ungefärbt bis auf die Steinzellen, die sich deutlich positiv anfärbten.

Die Blüten von *Grevillea oleoides* Sieb. sind größer und kräftiger als die von *G. Thelemanniana*, im übrigen aber ähnlich gebaut wie diese. Die etwa 30 mm langen Blüten sitzen auf einem 5 mm langen Blütenstiel. Der Gynophor, vor dem am Grunde die Nektardrüse liegt, mißt etwa 3, der Griffel fast 25 mm. Er ist in seinem oberen Teile vornübergeneigt, so daß die auf seinem verdickten Ende schief aufsitzende Narbenscheibe schräg nach abwärts sieht. Die 15 bzw. 17 mm langen Perianthblätter sind frei, aber eine (große) Strecke lang röhrig zusammengeschlossen, so daß sie einen etwa 11 mm hohen flaschenförmigen Behälter rings um das Nektarium, den Fruchtknoten und den unteren Teil des Griffels bilden. Die bandförmigen Endzipfel sind eingerollt. Etwa von der Fruchtknotenhöhe ab bis zum oberen Ende des röhrenförmigen Teiles

ist die Blütenhülle an der dem Griffel zugekehrten Seite (= morphologische Oberseite) mit einem dichten Pelz von verhältnismäßig langen Haaren besetzt, so daß der Eingang zum Nektarbehälter (denn um einen solchen scheint es sich nach Leopoldine Müller [1929] zu handeln) oben fast völlig verschlossen erscheint. Die Haare sind einzellig, also einfach verlängerte Epidermiszellen. Sie sind bandförmig zusammengedrückt, so daß man von einem Lumen fast oder überhaupt nicht mehr sprechen kann, und ähnlich wie Baumwollfasern leicht gedreht. Sie stehen ziemlich gerade ab und greifen derart ineinander, daß man beiderseits das vordere von dem hinteren Perianthblatt nur mit einer gewissen Gewaltanwendung trennen kann. Die Außenseite der Perianthblätter aber ist mit den bekannten zweischenkeligen Proteaceenhaaren besetzt, die hier sehr lang, dickwandig und meist geradegestreckt sind und ziemlich hohe Stielzellen haben.

Im Griffelende sind in der gewohnten Weise die Leitbündel gestaucht und gefördert. Die Wände der in nicht geringer Zahl auftretenden Speichertracheiden sind netzartig verdickt oder (in den allermeisten Fällen) schlitzartig bzw. elliptisch oder porig getüpfelt. Auch langgestreckte prosenchymatische Tracheiden mit Netzverdickung und Tüpfelung kommen vor. Ebensolche Zellen wie im Griffelende finden sich auch in Begleitung der Gefäßbündel in den Perianthblatt-Endlappen.

Wenn wir rückblickend die bisher beschriebenen Arten zusammenfassen, so müssen wir sagen, daß wir bei allen von ihnen einerseits im Griffelende und anderseits in den die Antheren tragenden Endlappen des Perianths eine deutliche Förderung bzw. Vermehrung der Holzteile der Leitbündel in verschiedenem Grade feststellen konnten. Verholzt war ferner stets, wie dies ja bei den meisten Blütenpflanzen der Fall sein dürfte, die Faserschicht der Antheren. Sonst aber gab es im Blütenbereich keine verholzten Zellen mehr, wenn man von den Xylemteilen der Gefäßbündel absieht, die in normaler Weise alle Organe der Blüte durchziehen. Die beiden an der Vorderseite des Griffels verlaufenden erfahren übrigens, wie schon erwähnt, an der Vorderseite des Fruchtknotens, wo die Leitstränge in die Samenanlagen abzweigen, immer eine deutliche Vermehrung ihrer Xylemelemente, besonders der Tracheiden. Dieselben Verhältnisse fand ich auch bei den im weiteren noch zu beschreibenden Arten. Bei diesen geht allerdings die Verholzung der Blütenregion noch etwas weiter.

Zum erstenmal (in der Reihe) bei *Grevillea oleoides* färbt sich mit den Holzreagenzien auch das zentrale, innerhalb des Gefäßbündelringes gelegene Grundgewebe des Gynophors bzw. der Blütenbasis bis in den Blütenstiel hinein positiv. Die Zellen sind langgestreckt, aber nicht zugespitzt, sondern abgestutzt oder abgerundet, zylindrisch, kolben- oder wurstförmig, ihre Wände nur sehr schwach verdickt und mit kreis-

runden, elliptischen oder schlitzförmigen, meist weiten Tüpfeln versehen. Die Längsachse der letzteren steht immer quer zur Längserstreckung der Zellen bzw. des Gynophors überhaupt. Im Querschnitt erkennt man, daß es sich um einen zentralen, innerhalb des Gefäßbündelringes gelegenen Holzkörper handelt.

Verholzte Zellen oder Gewebe in der Blütenbasis oder im Gynophor sind für alle im folgenden noch zu besprechenden Arten kennzeichnend.

Ergebnisse der Holzreaktionen: Phloroglucin färbte die Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden meist karminrot, manchmal nur blaßrosa (netzartig verdickte), die schwach verdickten und getüpfelten Parenchymzellen im zentralen Teile des Gynophors werden blaßrosa bis rosa, die Faserzellen der Antheren karminrot. Das Mäule-Reagens färbte Gefäße und Schraubentracheiden überhaupt nicht, Speichertracheiden nur blaßrosa, das zentrale Parenchym des Gynophors rosa (etwas intensiver als Phloroglucin und HCl). Auch die Basal-(Stiel-)zellen von einigen der zahlreichen Haare an der Außenseite der Perianthblattendzipfel färben sich manchmal blaßrosa an.

Die in achselständigen Trauben angeordneten Blüten von *Grevillea sericea* Lodd. sind in ausgestrecktem Zustand etwa 23 mm lang. Davon entfallen 5 auf den Blütenstiel, 14.5 auf den Griffel. Der Fruchtknoten ist gestielt: vor dem Gynophor (2 mm) liegt die Nektardrüse. Die freien Perianthzipfel (11 bzw. 19 mm lang) bilden zuerst eine Röhre, die bandförmigen Endabschnitte tragen wieder in einer löffelförmigen Mulde je eine Anthere. Der Griffel ist im Bogen nach vorne gewendet, so daß die schief aufsitzende, nicht sehr breite Narbenscheibe nach abwärts sieht.

Auch hier sind in der Narbengegend die Gefäßbündel verbreitert, die Xylemelemente vermehrt. Speichertracheiden mit Netzverdickung und allen Übergängen zu Tüpfelung treten auf. Die porig getüpfelten unter diesen weisen schon erheblich verdickte Wände auf. Ebensolche stark verdickte und porig getüpfelte Speichertracheiden traf ich neben netz- und schraubenverdickten tracheidealen Elementen auch in den Endzipfeln der Perianthblätter.

Im Gynophor und an der Blütenbasis findet sich wieder ein zentraler Körper verholzten Parenchyms, bestehend aus ähnlichen Zellen wie den bei *G. oleoides* beschriebenen. Ihre Wände sind hier etwas stärker verdickt und in der oben beschriebenen Weise getüpfelt.

Die Holzreaktionen ergaben: Mit Phloroglucin und HCl färben sich alle Gefäße, Tracheiden, Speichertracheiden und die fibröse Schicht der Antherenwände karminrot, das verholzte Parenchym im Gynophor rosa. Mit dem Permanganatreagens blieben Gefäße, Tracheiden, Speichertracheiden und die Faserzellen ungefärbt, nur die stark verdickten porig getüpfelten Speichertracheiden färbten sich blaßrosa. Das verholzte Parenchym im Gynophor wurde karminrot. Mit Anilinsulfat färbten sich

die Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden, sowie die Faserschicht schwach gelb, die stark verdickten Speichertracheiden deutlich gelb, das verholzte Parenchym nur sehr blaß.

Grevillea bipinnatifida R. Br. hat unter den von mir untersuchten Proteaceen die größten Blüten. Sie sind samt dem Blütenstiel etwa 5 cm lang, wovon auf diesen 8 mm fallen. Das Perianth umschließt als

Abb. 3. *Grevillea bipinnatifida* R. Br.
Fig. 1. Das verholzte Parenchym in der Blütenbasis. — Fig. 2. Teil eines Längsschnittes durch den Endlappen eines Perianthzipfels. (Vergr. beider Figuren 116fach.)

ein zirka 12 mm hoher Krug den Fruchtknoten (von einem Gynophor kann man hier kaum sprechen) mitsamt der vor ihm befindlichen schuppenförmigen Nektardrüse. Der Griffel ist kräftig und in seinem gegen die sehr schief aufsitzende Narbenscheibe keulig verdickten Endteile leicht vorgeneigt, so daß die auf einer flachkegeligen Erhöhung liegende Narbenöffnung nach abwärts gerichtet ist. Die hinteren Perianthblätter sind 17, die vorderen 15 mm lang, im Bogen nach vorne gewendet, die hinteren in ihrem Bogen die vorderen umschließend.

Der anatomische Befund ergab wiederum für das verbreiterte Griffelende eine gegen die Narbe hin gerichtete Verbreiterung und Vermehrung der Xylembestandteile. Es gibt hier neben stark vermehrten Tracheiden sehr viele Speichertracheiden (Schrauben- bis Netzverdickung) und überdies jene etwas dickwandigeren porig getüpfelten Speichertracheiden,

die auch bei den anderen Proteaceen so häufig vorkommen. Daneben auch, allerdings in sehr geringer Anzahl (schätzungsweise 5 bis 10 im ganzen Griffelende), dickwandige, knorrige, mannigfach verästelte und getüpfelte Steinzellen. Sie liegen immer hinter dem Griffelkanal.

In den Endlappen des Perianths sind auch hier die Gefäßbündel wieder von Speichertracheiden begleitet (Abb. 3, Fig. 1). Außerdem sind auch massenhaft Nester von dickwandigen Steinzellen entwickelt. Sie sind meist isodiametral, oft sack-, zylinder- oder quaderförmig, manchmal auch verzweigt, ihre Wände stark verdickt, von feinen, oft verzweigten Tüpfelkanälen durchzogen.

Das zentral (innerhalb des Gefäßbündelringes) gelegene Parenchym erweist sich unterhalb des Fruchtknotens bis in den Blütenstiel hinein als verholzt (Abb. 3, Fig. 2). Die Zellen sind ziemlich groß, im Querschnitt kreisrund, im Längsschnitt länglich, gegen den Fruchtknoten hin breiter und sackförmig. Je weiter wir in den Blütenstiel hineinkommen, um so schmäler (englumiger) sind diese Zellen und mehr in der Längsrichtung der Blüte gestreckt bis wurstförmig. Die Zellwände sind mehr oder weniger schwach verdickt (am stärksten gegen das Zentrum hin) und ungleichmäßig mit Tüpfeln versehen. Diese sind meist groß und elliptisch bis schlitzförmig, so zwar, daß die längere Achse der Ellipse quer zur Längsachse der Zellen und somit der gesamten Blüte steht. Auch die Querwände sind getüpfelt.

Außerdem treten regelmäßig an der Rückseite der Blütenbasis, knapp über der Ansatzstelle der hinteren Perianthblätter, außerhalb des Gefäßbündelringes, einige wenige Nester von dickwandigen, ungefähr isodiametralen Steinzellen auf.

Reaktionsergebnisse: Mit Phloroglucin färben sich Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden karminrot (die letzteren etwas blässer), die Steinzellen tief purpurn, Faserschicht und verholztes Parenchym in der Blütenbasis karminrot. Mit $KMnO_4$ bleiben Gefäße und Tracheiden ungefärbt, die Speichertracheiden werden rosa, die Steinzellen nehmen eine kirschrote Farbe an, die Faserschicht bleibt ungefärbt, das verholzte Parenchym wird karminrot. Anilinsulfat färbt Gefäße und Tracheiden, sowie das verholzte Parenchym fast gar nicht, Speichertracheiden und Faserschicht schwach gelb, porig getüpfelte Speichertracheiden und Steinzellen deutlich gelb.

In einigen, aber nicht in allen Fällen fand ich die Gefäßbündel in der Blütenbasis außen von bastfaserähnlichen, aber nur dünnwandigen, getüpfelten Zellen begleitet, die sich mit Phloroglucin und Anilinsulfat gar nicht, wohl aber mit $KMnO_4$ rosa färbten. In allen Fällen aber sah ich diese Zellen in dem unteren (basalen) Teile des Blütenstiels, wo sie auch dickere Wände haben. Auch sie sind in ähnlicher Weise getüpfelt wie das zentral gelegene verholzte Parenchym, aber bastfaserähnlich und prosenchymatisch langgestreckt.

Die in den Achseln der Laubblätter in Büscheln stehenden Blüten von *Hakea cucullata* R. Br. nähern sich in ihrem morphologischen Bau den am Anfang der Reihe besprochenen *Hakea*-Arten, besonders *Hakea oleifolia*, obwohl sie bedeutend größer sind. Auf einem kräftigen Blütenstiel von 9 bis 10 mm erhebt sich ein 2 mm langer Gynophor mit dem eine leichte Anschwellung bildenden Fruchtknoten und einem zirka 22 mm

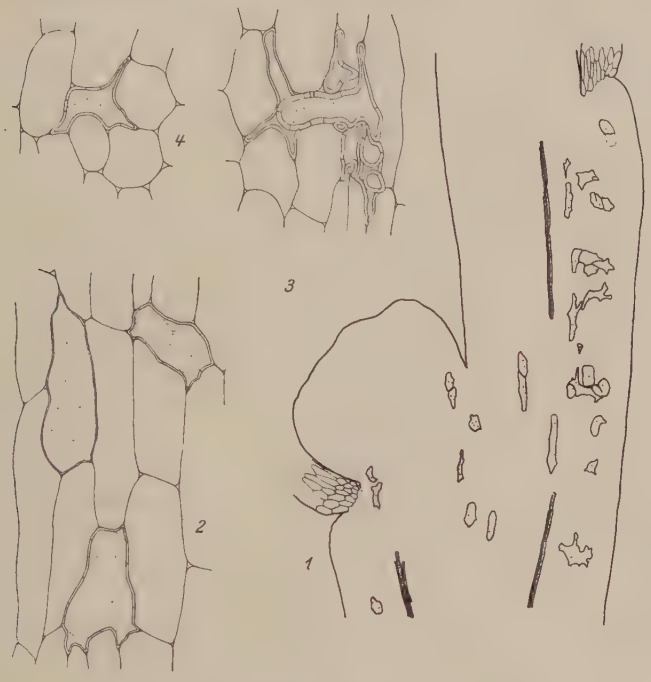

Abb. 4. *Hakea cucullata* R. Br.
Fig. 1. Längsschnitt durch die Blütenbasis der offenen Blüte. (Vergr. 78fach.) — Fig. 2, 3 und 4. Teilvergrößerungen aus Längsschnitten durch die Blütenbasis der offenen Blüte. (Vergr. 350fach.)

langen Griffel. Ein spitzer, mit schiefem Saume gerade aufsitzender Kegel (1,5 mm) trägt an seinem Ende die Narbenöffnung. Die Perianthblätter sind 10 bis 11 mm lang, ziemlich gerade, nur die Endlappen umgeschlagen. Die vorderen setzen merklich tiefer an als die hinteren. Bei der Ansatzstelle der vorderen Perianthblätter liegt die Nektardrüse. Der Griffel ist vom Fruchtknoten an leicht vorgeneigt, in der oberen Hälfte wieder zurückgebogen, aber in seinem ganzen Verlaufe fast gerade.

Rings um den oberen Teil des Griffelkanals (im ganzen Kegel, also eine verhältnismäßig weite Strecke lang) sind die Gefäßbündel in der gewohnten Weise verbreitert, ihre Holzelemente gefördert. Es treten

Tracheiden und Speichertracheiden mit Schrauben- oder Netzverdickung oder Tüpfelung auf. Sehr häufig sind schlitzförmig getüpfelte oder sackförmige oder längliche Speichertracheiden.

In der Blütenbasis (unterhalb der Ansatzstellen der Perianthblätter) und im Blütenstiel fand ich, im normalen Grundgewebe verstreut, einzelne etwas verdickte und getüpfelte, in ihrer Gestalt den Parenchymzellen gleichende Zellen, die sich als verholzt erwiesen (Abb. 4, Fig. 1). Sie reichen bis an das Nektarium heran und liegen hauptsächlich innerhalb des Gefäßbündelringes. Man wird sie daher mit den bei den zuletzt besprochenen Arten beschriebenen verholzten Parenchymzellen in der Blütenbasis (bzw. im Gynophor und Blütenstiel) vergleichen können, nur daß in diesen Fällen das zentrale Grundgewebe in seiner Gesamtheit verdickt und verholzt war, während es sich hier nur um einzelne Zellen handelt. Neben diesen und vor allem außerhalb des Gefäßbündelringes trifft man zahlreiche einzelne oder zu Nestern gruppierte mannigfaltige, sehr häufig morgensternartig verzweigte und verästelte Sklereiden, deren Wände meist (aber nicht immer) noch ein wenig stärker verdickt sind als die der oben erwähnten Zellen (Abb. 4, Fig. 2, 3. 4). Ihre abwechslungsreiche und oft phantastische Gestalt scheint von den schon vorhandenen oder leicht zu schaffenden Zellzwischenräumen abzuhängen. Sie schmiegen sich nämlich immer dicht an die Zellgrenzen ihrer Umgebung an und ihre verschiedenen, durch ihr Spitzenwachstum ausgezeichneten Fortsätze wachsen stets in die Fugen zwischen die Nachbarzellen hinein. Dabei ist zu bemerken, daß die Zellhaut an den Fortsätzen immer etwas dünner ist als dort, wo sie keine solchen Fortsätze aussendet und sich in gewöhnlicher Weise gegen die Zellen ihrer Umgebung abrundet. Man kann sich das so erklären, daß die Zellen erst in einem gewissen Alter, wo ihre Wände schon etwas verdickt sind, die Fortsätze und Äste ausbilden, so daß diese beim weiteren Wachstum in ihrer Wandstärke immer ein wenig hinter der Wand der übrigen Zelle zurückbleiben.

Auch die Grundgewebszellen an der Ansatzstelle der Blumenblätter (die ersten 2 bis 3 Zellschichten an der Basis der Perianthzipfel) weisen etwas verdickte und verholzte Wände auf (Trennungsgewebe?).

In den Perianthzipfeln sind die Gefäßbündel wieder von Tracheiden und Speichertracheiden mit Netzverdickung oder (meist schlitzförmiger) Tüpfelung begleitet.

Die Holzreaktionen: Mit Phloroglucin und HCl färben sich alle Gefäße und Tracheiden rosa bis karminrot, die Speichertracheiden etwas schwächer, die Faserschicht karminrot. Die verholzten Parenchymzellen in der Blütenbasis bleiben ungefärbt (sehr wenige) oder sie färben sich alle mehr oder weniger deutlich. Die sternförmigen, verästelten und verzweigten Sklereiden und die Zellen an der Basis der Perianthblätter werden rosa bis karminrot. Die Mäule-Reaktion färbte Gefäße, Tracheiden und

Faserschicht überhaupt nicht. Die Speichertracheiden wurden stark rosa, die verholzten Parenchymzellen und Sklereiden karminrot.

Mit Anilinsulfat wurden Gefäße und Tracheiden meist deutlich gelb, Speichertracheiden meist etwas blässer, die Faserschicht gelb, das verholzte Parenchym und die Sklereiden in der Blütenbasis schwach bis deutlich gelb, die verdickten Zellen an der Blumenblattbasis gelb.

Die Blüten von *Grevillea longifolia* R. Br. stehen in ziemlich reichblütigen, 4 bis 5 cm langen Trauben, so zwar, daß sie in ihrer Gesamtheit, besonders aber die Griffel mit den Narben, nach rückwärts gerichtet sind. Die Einzelblüte ist etwa 30 mm lang, hiervon der Blütenstiel 5 mm. Im aufgeblühten Zustande der Blüte ist der Griffel nach rückwärts gebogen, gegen die nur wenig schräg, fast gerade aufsitzende Narbe hin ein wenig verbreitert. Die Perianthzipfel sind 12,5 (die hinteren) bzw. 11 mm lang (die vorderen), ihre antherentragenden löffelförmigen Endlappen umgeschlagen, die hinteren über die vorderen gebogen. Der Fruchtknoten sitzt auf einem ganz kurzen (kaum 1 mm) Gynophor.

Abb. 5. *Grevillea longifolia* R. Br. Tracheiden aus dem Griffelende der offenen Blüte (Auswahl aus einem Längsschnitt). (Vergr. 510fach.)

Im Griffelende treten im Zuge der Verbreiterung und Förderung der Leitbündel wieder Tracheiden oder auch Speichertracheiden mit Schraubenbändern und allen Übergängen über Netzverdickung zu Tüpfelung auf. Die Zellen sind hier zum Teil verhältnismäßig groß und ich habe deshalb eine Reihe herausgezeichnet, die schön die Übergänge zwischen den einzelnen Verdickungsarten zeigten (Abb. 5). Die getüpfelten Zellen haben entweder schlitzförmig schmale oder breitere elliptische Tüpfel, die immer schief quer zur Längserstreckung der Zellen stehen (Micellarstruktur!). So kann man sich nach der beigegebenen Abbildung besonders gut die Übergänge von 1 über 2 zu 4, bzw. von 1 über 3 zu 5 vorstellen.

In der Blütenbasis findet man wieder das innerhalb des Gefäßbündelkranzes gelegene verholzte Parenchym (Abb. 6, Fig. 1 und 2). Die Zellen sind meist zylindrisch, ihre Wände schwach verdickt, getüpfelt, so zwar, daß die Längsachse der schlitzförmigen oder elliptischen Tüpfel quer zur Längserstreckung der Zellen bzw. der Blüte liegt. Solche schwach verdickte und verholzte, zylindrische oder sackförmige Parenchymzellen

liegen aber zum Teil auch außerhalb der Gefäßbündel einzeln oder in Gruppen in das Parenchym eingestreut. Außerdem sind die Gefäßbündel außen von verholzten, ebenfalls getüpfelten, bastfaserähnlichen Zellen umgeben.

In den Endabschnitten der Perianthblätter sind die Gefäßbündel wieder von Speichertracheiden mit Netzverdickung bis Tüpfelung begleitet, außerdem liegen hier noch zahlreiche, dickwandige Steinzellen, deren Gestalt bald den gewöhnlichen Parenchymzellen gleicht, bald aber wieder stark verästelt und verzerrt ist (Abb. 6, Fig. 3). Sie scheint

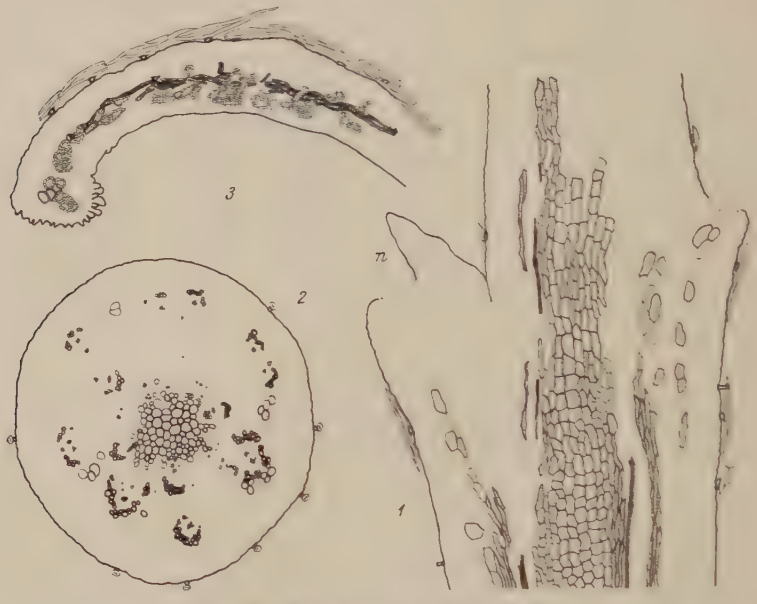

Abb. 6. *Grevillea longifolia* R. Br.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Blütenbasis. n = Nektardrüse; die punktierten Linien bezeichnen die Ansatzstellen der Perianthblätter. — Fig. 2. Querschnitt durch die Blütenbasis. — Fig. 3. Längsschnitt durch den löffelförmigen Endlappen eines Perianthblattes. (Vergr. aller Figuren 80fach.)

auch wieder vielfach von den vorhandenen oder leicht zu schaffenden Zellzwischenräumen abzuhängen, denn man kann sehen, daß sie sich eng an die sie umgebenden Zellen anschmiegen und sehr oft zwischen die Zellen hinein sich erstrecken. Außerdem sind die Gefäßbündel außen von langgestreckten, prosenchymatischen Zellen begleitet, deren Wände in der Verdickung denen des verholzten Parenchyms gleichen und mit meist schiefen oder quergestellten schlitzförmigen Tüpfeln versehen sind. Man könnte sie vielleicht als Bastfasern bezeichnen, ihre Wände sind aber nicht erheblich verdickt, ihre Gestalt sehr oft nicht rein spindelförmig, sondern unregelmäßig, manchmal mit abgestumpften Enden.

Die Holzreaktionen ergaben: Phloroglucin und HCl färbten Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden karminrot, Steinzellen purpurn (stark verholzt), das verholzte Parenchym rosa, etwas stärker die bastfaserähnlichen Zellen. Mit $KMnO_4$ usw. blieben die Gefäße ungefärbt, die Speichertracheiden färbten sich manchmal blaßrosa, die Steinzellen verschieden stark kirschrot, das verdickte und getüpfelte Parenchym deutlich kirschrot, ebenso die die Gefäßbündel außen begleitenden bastfaserähnlichen Sklereiden. Mit Anilinsulfat behandelt, blieben Gefäße und Tracheiden entweder ungefärbt oder sie wurden schwach gefärbt; die Speichertracheiden wurden schwach, die Steinzellen kräftig, das verholzte Parenchym blaß, die Bastfasern deutlicher gelb.

Die Blüten von *Hakea verrucosa* F. Müll. sind morphologisch denen von *Grevillea Thelemanniana* sehr ähnlich. Sie messen (ausgestreckt) ohne den Stiel zirka 25 mm. Der Blütenstiel ist 3 bis 4 mm, die beiden hinteren Perianthblätter 13,5, die vorderen 12 mm lang. Die antherentragenden Endlappen der vorderen sind in geöffnetem Zustand der Blüte umgeklappt, die der hinteren seitlich zurückgerollt. Der Fruchtknoten sitzt auf einem 1,5 mm hohen Gynophor, der lange Griffel ist in seinem oberen Teile vorgeneigt, so daß die schief aufsitzende Narbenscheibe schräg nach abwärts gerichtet erscheint. Gegen diese hin ist das Griffelende keulig verdickt. Vor dem Gynophor befindet sich die flache, wenig hervorragende Nektardrüse.

Abb. 7.
Grevillea Baueri R. Br. Längsschnitt durch das Griffelende der offenen Blüte. (Vergr. 78fach.)

Im Griffelende breiten sich die Leitbündel wieder aus, ihre Tracheiden sind vermehrt; ziemlich weitlumige Speichertracheiden mit Netzverdickung bis Tüpfelung treten auf. Im Parenchym verstreut liegen ungefähr kugelige Klumpen von dickwandigen, eng zusammengeballten, getüpfelten Steinzellen. Daneben sieht man noch größere und weniger stark verdickte und verholzte Sklereiden, die meist einzeln auftreten, in Gestalt und Größe den Parenchymzellen gleichen und sich vermutlich auch von solchen herleiten (Abb. 7). Einige wenige verdickte Steinzellen liegen auch noch in der Blütenbasis knapp unterhalb der Ansatzstelle der Perianthblätter. In den Endlappen der letzteren fand ich Massenentwicklung von Steinzellen. Die Leitbündel setzen sich hier zusammen

aus gewöhnlichen und Speichertracheiden mit Schrauben- oder Netzverdickung. Sie werden gleichsam umhüllt von einem dichten Mantel von mannigfach verzweigten und verästelten, oft sternförmigen, knorrigen, ± stark verdickten und getüpfelten Steinzellen. Am dicksten ist dieser Holzmantel nach der Außenseite der Perianthkuppen hin, am schmalsten nach der Innenseite zu.

Mit Phloroglucin und HCl färbten sich alle Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden rosa bis karminrot (die Netz-Speichertracheiden sehr blaß), die Steinzellen purpurn, die dickwandigen besonders stark, die Faserschicht karminrot. Die Reaktion nach Mäule bringt folgendes Ergebnis: Schraubentracheiden und Gefäße ungefärbt, fibröse Zellen der Antherenwand ebenfalls, netzverdickte und getüpfelte Tracheiden und Speichertracheiden blaßrosa, Steinzellen ± kirschrot.

Die Blüten von *Grevillea Baueri* R. Br. sind 18 mm lang, dazu kommt ein Blütenstiel von etwa 8 mm. Die freien Perianthzipfel sind zu einem krugähnlichen Gebilde von etwa 7 mm Höhe zusammengeschlossen. Die vorderen sind 7 mm lang, ihre Endlappen umgeschlagen, die hinteren (11 mm) umschließen sie in einem nach vorne gerichteten Bogen. Der Griffel ist ziemlich kräftig, gegen die breite, schief aufsitzende Narbenscheibe hin etwas dicker werdend, in seinem oberen Teil ein wenig vorgeneigt. Der Gynophor ist sehr kurz, vor ihm liegt die knotenförmige Nektardrüse.

Im Griffelende sind die Gefäßbündel nur wenig verbreitert und gefördert. Es treten Speichertracheiden mit Netzverdickung und allen Übergängen zu Tüpfelung auf. Im Parenchym verstreut liegen sehr zahlreiche einzelne und Nester von mehr oder weniger stark verdickten Sklereiden (Steinzellen), die in Größe und Umriß meist den benachbarten Parenchymzellen gleichen und sicherlich von solchen abstammen. Ihre Wände sind getüpfelt und die dickwandigeren unter ihnen muß man wohl als Steinzellen bezeichnen. Einzelne und Nester von oft stark verdickten Sklereiden fand ich auch in der Basis der Blüte innerhalb und außerhalb des Gefäßbündelringes. Hier sind auch die Gefäßbündel nach außen hin von bastfaserähnlichen, verdickten und getüpfelten, prosenchymatischen Zellen begleitet (besonders das hintere Gefäßbündel). Manchmal sind die Zellen auch verästelt und verzweigt oder sogar sternartig. In den Perianthzipfeln sind die Leitbündel begleitet von einigen wenigen Speichertracheiden. Von den Gefäßbündeln nach außen zu (gegen die Außenseite des löffelförmigen Endlappens) liegen entlang von ihnen auch noch bastfaserähnliche Zellen, nach innen zu (gegen die Anthere hin) aber eine reiche Menge von dickwandigen Steinzellen. Sie liegen dicht aneinandergedrängt und gleichen in ihrer Gestalt etwa den vorhin beschriebenen. Ihre Wände sind stark verdickt, meist stärker als im Griffelende.

Die Holzreaktionen hatten folgendes Ergebnis: Mit Phloroglucin und HCl färbten sich Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden rosa (letztere etwas blässer), die Faserschicht karminrot, die bastfaserähnlichen Zellen rosa, die Steinzellen karminrot (die dünnwandigeren oft gar nicht oder nur sehr blaß, die dickwandigen kräftig rot). Dabei erscheinen die Mittellamelle und die unmittelbar an sie angrenzenden Schichten der Zellwand immer am dunkelsten gefärbt, manchmal überhaupt nur erstere allein. Mit dem Reagens nach Mäule bleiben Gefäße, Tracheiden und Faserzellen völlig ungefärbt, die Bastfasern färben sich ziemlich deutlich karminrot, die Steinzellen rosa bis kirschrot, manche bleiben auch ungefärbt. Vielfach färben sich dabei nur die unmittelbar an das Zellumen angrenzenden Schichten an, während der äußere Rest der Zellwand und die Mittellamelle ungefärbt bleiben; fast immer werden die inneren Schichten dunkler als die Mittellamelle und die an sie angrenzenden. Mit Anilinsulfat färben sich Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden gelb, die letzteren etwas blässer, die Verdickungsleisten der Faserzellen blaßgelb, ebenso die bastfaserähnlichen Zellen. Die dünnwandigen Sklereiden werden blaßgelb, die dickwandigeren dunkler; in den Perianthzipfelenden sind alle Steinzellen intensiv gelb, und zwar durch die ganze Zellwand gleichmäßig gefärbt.

Die zirka 20 mm langen Blüten von *Grevillea rosmarinifolia* A. Cunn., die äußerlich mit jenen von *G. Baueri* gewisse Ähnlichkeiten aufweisen, sitzen auf einem Stiel von etwa 4 mm. Der nur sehr kurz gestielte Fruchtknoten trägt einen Griffel von etwa 17 mm Länge. Die vorderen Perianthblätter sind etwa 10, die rückwärtigen 13 mm lang, beide gegen die Basis hin ziemlich breit, einen krugförmigen Behälter um den Fruchtknoten und das vor der Basis des Gynophors liegende Nektarium bildend. Die schmäleren Endteile sind bogenförmig, die vorderen (kleineren) in dem Bogen der hinteren eingeschlossen. Der dicke, kräftige Griffel ist ziemlich gerade, die sehr schief aufsitzende Narbe ist leicht nach vorne geneigt. Die Blütenbasis bildet wie bei *Grevillea Baueri* unmittelbar unter der Ansatzstelle der Blumenblätter eine ringsum verlaufende kragenartig vorspringende Leiste.

Im Griffelende treten wieder im Anschluß an die Gefäßbündel netzverdickte und getüpfelte Tracheiden und Speichertracheiden auf. Ihre Zahl ist aber keine sehr große. Daneben liegen im Parenchym zahlreiche Nester von kleinen, ungefähr isodiametrischen, äußerst dickwandigen getüpfelten Steinzellen und zwischen diesen größere, weniger stark verdickte und getüpfelte, verholzte Parenchymzellen. Ihre Größe und Gestalt gleicht völlig den unverholzten Grundgewebszellen. Sie gehen auch aus solchen hervor und sind manchmal noch ziemlich dünnwandig. Vielfach sind aber ihre Wände so stark verdickt, daß man sie als echte Steinzellen bezeichnen kann. Sie liegen einzeln oder in Gruppen ange-

ordnet. Eine größere geschlossene Gruppe von solchen Zellen traf ich auch an der Basis der Blüte, und zwar unmittelbar über der Ansatzstelle der Nektardrüse. Einige sehr dickwandige, ausgesprochene Steinzellen sind weiter im Parenchym der Blütenbasis eingestreut. Die Wände des unterhalb des Fruchtknotens (im Gynophor) innerhalb des Gefäßbündelringes befindlichen Parenchyms sind wiederum (allerdings sehr schwach) verdickt und in der für diese Gewebe charakteristischen Art getüpfelt (schlitzförmige bis elliptische Tüpfel mit quergestellter Längsachse). Die Gestalt der Zellen ist wie in den früheren Fällen zylindrisch oder sackförmig. Die Gefäßbündel sind nach außen hin von wenigen bastfaserähnlichen Zellen begleitet. In den Endlappen der Perianthzipfel erscheinen die Leitbündel wieder von Speichertracheiden mit Netzverdickung oder Tüpfelung begleitet. Daneben gibt es auch noch einzelne oder in Nestern gruppierte äußerst dickwandige Steinzellen. Stellenweise sieht man die Gefäßbündel außen von bastfaserähnlichen Zellen umgeben.

Mit Phloroglucin färben sich Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden karminrot, die letzteren etwas schwächer, die Steinzellen im Griffelende und in den Endzipfeln der Perianthblätter intensiv purpurn, die weniger stark verdickten Sklereiden (verholztes Parenchym) im Griffelende blässer. Das verholzte Parenchym unterhalb des Fruchtknotens (im Gynophor) wird nur ganz blaß rosa, die Sklereiden daselbst und in der Nähe des Nektariums karminrot. Auch die Basalzellen von einigen der an der Basis der Blüte sitzenden Gabelhaare färben sich rosa; die gewissen bastfaserähnlichen Zellen aber färben sich kaum. Mit dem Reagens nach MÄULE färben sich Gefäße und Schraubentracheiden überhaupt nicht, nur die netzverdickten Speichertracheiden und die Tüpfeltracheiden färben sich ganz blaß rosa an. Die Sklereiden werden kirschrot, die schwach verdickten nur blaß oder gar nicht gefärbt, das verholzte Parenchym im Gynophor nur sehr blaß rosa, die bastfaserähnlichen Zellen etwas stärker. Die Basalzellen aller Haare bleiben ungefärbt.

Die Blüten von *Grevillea alpina* LINDL. sind äußerlich denen von *Grevillea Baueri* bzw. *G. rosmarinifolia* sehr ähnlich, zirka 17 mm lang, mit einem Stiel von 3 bis 5 mm versehen. Die hinteren Perianthzipfel sind im ausgestreckten Zustand etwa 12, die vorderen 8 mm lang, alle im Bogen nach vorne gewendet, die hinteren die vorderen (kleineren) umschließend. Sie sind frei, stehen aber zu einem krugähnlichen Gebilde von etwa 7 mm zusammen. Die große Narbenscheibe sitzt schräg vorne auf dem ganz leicht vorgeneigten Ende des ziemlich kräftigen und dicken Griffels. Die Narbenöffnung liegt in der Mitte dieser Scheibe auf einer kaum merklichen kegeligen Erhöhung. Der Fruchtknoten ist ganz kurz gestielt, vor dem Gynophor liegt das lappenförmige Nektarium.

An Schnitten durch das Griffelende kann man auch hier wieder eine merkliche Verbreiterung und Vermehrung der Leitbündel feststellen. Tracheiden und Speichertracheiden mit Netzverdickung sind zahlreich. Die Stränge der Gefäßbündel sind mit einem deutlichen Knie gegen die Narbe hin gerichtet. Hinter dem Knie des hinteren Leitbündels liegen noch ein paar dickwandige, getüpfelte Steinzellen im Parenchym eingestreut. Im Gynophor und Blütenstiel ist der innerhalb des Gefäßbündelringes gelegene Teil von dem bekannten verholzten Parenchym erfüllt. Die Zellen sind in der gewohnten Weise gestaltet und getüpfelt. Ähnliche, aber noch etwas weniger verdickte getüpfelte Parenchymzellen fand ich auch im Griffel oberhalb des Fruchtknotens. Sie sind hier aber länger und kolben-, wurst- oder spindelförmig. Im Gynophor liegen innerhalb des im zentralen Körper verholzten Parenchyms auch einzelne oder kleine Gruppen von dickwandigen, in ihrer Gestalt mannigfaltigen, getüpfelten Steinzellen (Abb. 8, Fig. 1). Außerhalb des Gefäßbündelringes finden sich solche nur vorne am Gynophor in der Höhe des Nektariums und oberhalb desselben. Außerdem sind die Gefäßbündel nach vorne hin sowohl unterhalb des Fruchtknotens und im Blütenstiel als auch oberhalb des Fruchtknotens von langgestreckten, verdickten und getüpfelten bastfaserähnlichen Zellen begleitet. Besonders zahlreich und dickwandig sind diese hinter dem Fruchtknoten und gegen die Ansatzstellen der hinteren Perianthblätter hin. In den Perianthzipfeln sind die Gefäßbündel wieder von netzverdickten oder getüpfelten Speichertracheiden begleitet (Abb. 8, Fig. 2). Nach innen zu (gegen die Antheren bzw. die Epidermis der morphologischen Oberseite hin) liegen einzeln oder in Nestern zahlreiche dickwandige, meist isodiametrale und großlumige Steinzellen mit deutlich geschichteten und getüpfelten Wänden.

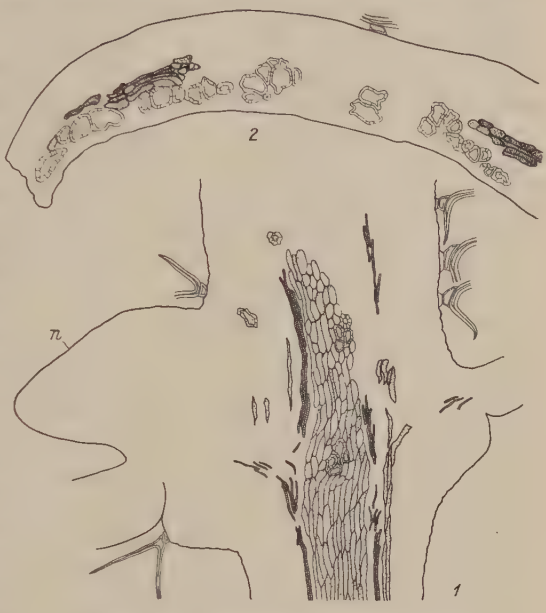

Abb. 8. *Grevillea alpina* Lindl.
Fig. 1. Längsschnitt durch die Blütenbasis. (Vergr. 80fach.) — Fig. 2. Längsschnitt durch den Endlappen eines vorderen Perianthblattes. (Vergr. 116fach.)

Nach außen hin (gegen die morphologische Unterseite der Perianthzipfel), also an der Siebteilseite, sind die Gefäßbündel hier ebenso wie in der Blütenbasis von bastfaserähnlichen Zellen begleitet.

Die Holzreagenzien lieferten folgende Ergebnisse: Mit Phloroglucin und HCl färbten sich Gefäße und Speichertracheiden rosa bis karminrot, Steinzellen tief purpurn, das verholzte Parenchym unterhalb des Fruchtknotens blaßrosa (jenes oberhalb des Fruchtknotens gar nicht), die bastfaserähnlichen Zellen etwas deutlicher, die Faserschicht der Antheren wie immer karminrot. Am unteren Teil des Fruchtknotens und am Gynophor färben sich die Basalzellen der dort sitzenden Gabelhaare (die dort befindlichen, nicht aber alle übrigen) rosa. Die Mäule-Reaktion brachte für die Gefäße und Tracheiden ein negatives Ergebnis, die Speichertracheiden färbten sich höchstens blaßrosa, die Steinzellen stark kirschrot. Das verholzte Parenchym und die Bastfasern wurden rosa, auch das oberhalb des Fruchtknotens gelegene verdickte Parenchym. Nur von sehr wenigen Haaren an der Blütenbasis färbten sich die Basalzellen, dann aber manchmal sehr kräftig.

Die Blüten von *Grevillea Forsteri* hort. sind so wie die ganze Pflanze der *G. bipinnatifida* sehr ähnlich, etwa 4 cm lang, die Stiele etwa 5 mm. Die hinteren Perianthblätter messen in ausgestrecktem Zustande 18, die vorderen 13 mm, alle sind nach vorne gebogen, die hinteren die vorderen in ihrem Bogen einschließend. Sie sind frei, aber zu einem krugähnlichen Gehäuse von 19 mm Höhe zusammengeschlossen. Der Fruchtknoten sitzt auf einem ganz kurzen (kaum als solchen erkennbaren) Gynophor, vor dem die lappenförmige Nektardrüse liegt. Der Griffel ist kräftig und ziemlich dick, gegen die stark schief aufsitzende Narbenscheibe hin keulig verdickt und nach vorne gebogen.

Auch hier sind im Griffelende die Gefäßbündel etwas verbreitert, untereinander durch Queranastomosen verbunden und in ihrer Gesamtheit gegen die Narbenscheibe hingeneigt. Die tracheidalen Elemente sind nicht besonders stark vermehrt. Es treten Tracheiden und Speichertracheiden mit Schrauben-, Netzverdickung und Tüpfelung auf. Außerdem kommen jene dickwandigeren porig getüpfelten Speichertracheiden hier vor. Daneben liegen aber noch im Parenchym eingestreut und anscheinend nicht mit dem Leitbündelsystem in Verbindung dichte Nester von sehr dickwandigen, knorrigen, getüpfelten, meist englumigen Steinzellen. Diese Nester liegen im ganzen keulig verdickten Griffelende um den Endteil des Griffelkanals herum im Parenchym verteilt. Die Grundgewebszellen sind vielfach langgestreckt und strahlen förmlich von den Sklereidennestern aus. Unterhalb des Fruchtknotens bis in den Blütenstiel hinein ist das innerhalb des Gefäßbündelringes gelegene Parenchym wieder von der schon bekannten Zylindergestalt, seine Wände schwach verdickt und getüpfelt. Zwischen diesen Zellen eingestreut liegen ähnliche,

vielfach in Gestalt und Größe den Parenchymzellen gleichende dickwandige, meist englumige, getüpfelte Steinzellen. Nach außen hin sind die Gefäßbündel von bastfaserähnlichen, nur wenig verdickten und getüpfelten Zellen begleitet. Auch in den Endlappen der Perianthzipfel sah ich entlang der Gefäßbündel wieder Tracheiden und Speichertracheiden mit Netzverdickung bis Tüpfelung; auch porig getüpfelte Speichertracheiden fehlen nicht. Außerdem gibt es massenhaft ziemlich dickwandige, getüpfelte, in großen Nestern angeordnete Steinzellen, teils in Begleitung der Gefäßbündel, teils im Parenchym verstreut. Sie liegen innerhalb der Gefäßbündel (gegen die morphologische Oberseite der Perianthblätter), sind ziemlich ansehnlich, mit großen Lumina und mannigfaltiger Gestalt. Meist sind sie ± isodiametrisch, aber auch knorrige und verästelte Formen sind nicht selten.

Die Holzreaktionen ergaben fogendes: mit Phloroglucin und HCl färbten sich Gefäße, Tracheiden und Speichertracheiden sowie die Faserzellen der Antheren karminrot, ein Teil der Steinzellen tief purpurn, insbesondere die Mittellamellen; andere bleiben ungefärbt oder es färben sich nur die Mittellamellen und die unmittelbar an sie angrenzenden Schichten der Zellwand rosa bis karminrot, während die an das Zelllumen grenzenden Schichten ungefärbt bleiben. Vielfach färbt sich auch nur die Mittellamelle allein. Die fibröse Schicht der Antheren wird positiv, das verdickte und getüpfelte Parenchym unterhalb des Fruchtknotens und die die Gefäßbündel begleitenden Bastfasern bleiben ungefärbt. Mit $KMnO_4$ nach MÄULE bleiben Gefäße, Tracheiden, Speichertracheiden und ein Teil der Steinzellen ungefärbt. Von den Wänden der übrigen Steinzellen färben sich nur die unmittelbar an das Zellumen stoßenden Schichten und die Tüpfelkanäle, während die Mittellamellen mit den an sie angrenzenden Schichten farblos bleiben. Ein Teil des getüpfelten Parenchyms unterhalb des Fruchtknotens färbt sich rosa, die längs der Leitbündel verlaufenden Bastfasern etwas dunkler. Die Faserschicht bleibt ungefärbt. Die Steinzellen in den Perianthzipfeln färben sich mit Phloroglucin fast alle kräftig purpurn, am stärksten die Mittellamellen; mit MÄULE-Reagens ziegelrot bis kirschrot, hauptsächlich vom Zellumen her, oft nur eine schmale Zone.

Unter allen von mir untersuchten Proteaceen erwies sich die Blütenregion bei den *Banksia*-Arten weitaus am stärksten verholzt. Für meine Untersuchungen standen mir sieben Arten dieser Gattung zur Verfügung: *B. aemula*, *B. collina*, *B. ericaefolia*, *B. integrifolia*, *B. marcescens*, *B. marginata* und *B. spinulosa*.

Die Blüten dieser Arten unterscheiden sich schon rein morphologisch nur sehr wenig voneinander und die geringfügigen Abweichungen liegen stets nur darin, daß die eine oder andere Art etwas kleiner oder größer, mehr oder weniger kräftig gebaut ist.

Auch anatomisch weisen sie nur sehr geringfügige Unterschiede auf, so daß es sich nicht lohnt, jede einzelne Art für sich eingehend zu beschreiben. Ich will zu diesem Zweck nur eine Art herausnehmen, und zwar aus gewissen praktischen Gründen *Banksia aemula* R. BR. Die Blüten stehen in zapfenartigen Blütenständen, sind ungestielt und etwa 38 mm lang. Ein Gynophor ist nicht ausgebildet. Der Fruchtknoten ist umgeben von vier zwischen den Perianthblättern stehenden lanzettlichen Schuppen. Die Perianthblätter sind etwa 32 mm lang, schmal bandförmig, die Endabschnitte etwas verbreitert, lanzettlich und schwach gewölbt; in der

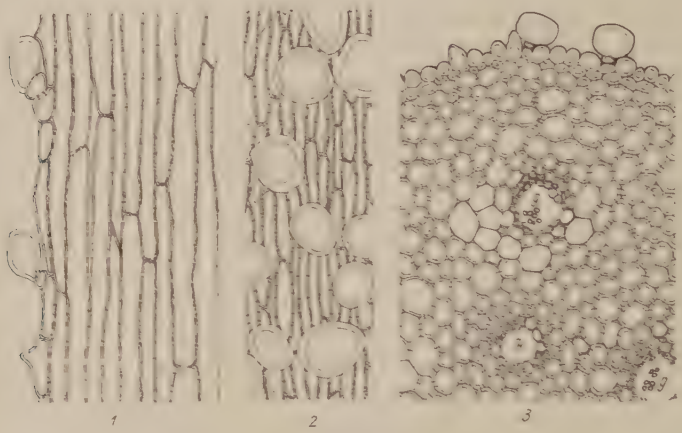

Abb. 9. *Banksia aemula* R. BR.

Fig. 1. Teil eines Längsschnittes im unteren Drittel des Griffels (Randpartien). — Fig. 2. Flächenschnitt vom unteren Teil des Griffels. — Fig. 3. Teil eines Querschnittes im unteren Drittel des Griffels. g = Gefäßbündel, k = Griffelkanal. (Vergr. aller Figuren 350fach.)

Mulde sitzt die Anthere. Der 36 mm lange Griffel ist borstenartig, dünn, hart und steif, in leichtem Schwunge erst ein wenig zurückgeneigt, dann wieder gerade. Gegen die Spitze zu wird er allmählich dünner, der steile Narbenkegel sitzt mit einem zarten Saume leicht schräg am Griffelende auf. Die Perianthblätter sind auch in der offenen Blüte noch eine kurze Strecke lang durch seitliche Verzahnung zu einer (allerdings leicht spaltbaren) Röhre verbunden, zum weitaus größten Teil aber frei, leicht vorgeneigt, die antherentragenden Endlappen umgebogen. Die ganzen Blütenstände, insbesondere die bürstenartig vorstehenden Griffel, fühlen sich außerordentlich sparrig und steif an, was darauf zurückzuführen ist, daß sie fast zur Gänze aus Holz bestehen.

Schnitte durch den Griffel zeigen, daß dieser fast nur aus verholztem Gewebe aufgebaut ist. Unverholzt sind bloß die Zellen des Griffelkanals

und die Siebteile der Leitbündel. Das übrige Gewebe des Griffels besteht aus, im Querschnitt gesehen, kreisrunden Zellen mit verdickten Wänden, die durch feine, gerade Tüpfelkanäle untereinander in Verbindung stehen, sich nur schwach gegeneinander abplatten und regelmäßig feine, dreieckige Interzellularen zwischen sich freilassen (Abb. 9, Fig. 3). Englumig und mit besonders stark verdickten Wänden ausgestattet sind die Zellen der peripheren Schichten sowie die in der Umgebung des Griffelkanals bzw. der Gefäßbündel gelegenen. Die zwischen dem Griffelgewebe und der (sehr breiten) peripheren Zone zwischen den Leitbündeln liegenden Zellen haben etwas größere Lumina und weniger stark verdickte Wände, einzelne (sehr wenige) sind überhaupt unverdickt. Einzelne Zellen der Epidermis, deren Zellen sich im Bau von denen des Grundgewebes sonst gar nicht unterscheiden, sind an der Griffeloberfläche zipfelig vorgezogen und bilden kurze Papillen. Außerdem treten noch blasenartige Haare auf, deren Wände sehr dick und geschichtet, aber unverholzt sind. Sie sind ungefähr so groß wie die größten Zellen des Grundgewebes und sitzen auf einer kleinen, etwas abgeplatteten Basalzelle. Ihr Lumen ist von einem feinen körnigen, (bei Alkoholmaterial) braungefärbten Inhalt erfüllt. Den Holzreagenzien gegenüber verhalten sich diese Haare negativ. Im Längsschnitte sieht man, daß die Zellen des Griffelgrundgewebes langgestreckt und mit meist parallelen, von feinen Tüpfelkanälen durchzogenen Wänden versehen sind (Abb. 9, Fig. 1). Ihre Enden sind aber nicht prosenchymatisch zugespitzt, vielmehr rechtwinkelig oder schräg abgestutzt. Die Querwände sind, wie dies schon im Querschnitt ersichtlich war, mit zahlreichen, ziemlich großen Tüpfeln versehen. Die Zellen der Epidermis sind etwas kürzer und vielfach, sofern sie nicht ein Blasenhaar tragen, an einer Stelle der Außenwand zu einer spitzen, kurzen, zipfelartigen Papille ausgezogen. Mit Hilfe von Flächenschnitten (Abb. 9, Fig. 2) und durch Lupenbetrachtung wurde festgestellt, daß nur etwa das untere (basale) Drittel des Griffels von Blasenhaaren besetzt ist, während die anderen zwei Drittel kahl sind. Der Aufbau des Griffelgewebes bleibt jedoch bis zum Griffelende gleich. In der Narbengegend sind die Schraubentracheiden der Gefäßbündel etwas (nicht stark) vermehrt und umgeben von länglichen, untereinander verschlungenen und verworrenen Zellen mit sehr stark verdickten und getüpfelten Wänden. Diese Zellen bilden die Fortsetzung des verholzten Grundgewebes des Griffels. Die Zellen der Epidermis sind in der Narbengegend hoch, palisadenartig und mit stark verdickten, getüpfelten Wänden versehen. Das Gewebe rings um die Narbengrube bzw. den oberen Teil des Griffelkanals besteht aus zarten, unverholzten Parenchymzellen. Auf dieses folgt nach außen hin der ringsum geschlossene (nur an der äußersten Narbenspitze vorn offene) Mantel von dickwandigen Sklereiden und Leitbündeln. Das nach außen anschließende hypodermale Gewebe

besteht im Griffelende aus isodiametralen, ziemlich dünnwandigen, verholzten und getüpfelten Zellen.

Ein Querschnitt durch das antherentragende Ende der Perianthzipfel ergibt, daß auch diese zum Teil aus sehr dickwandigen verholzten Zellen

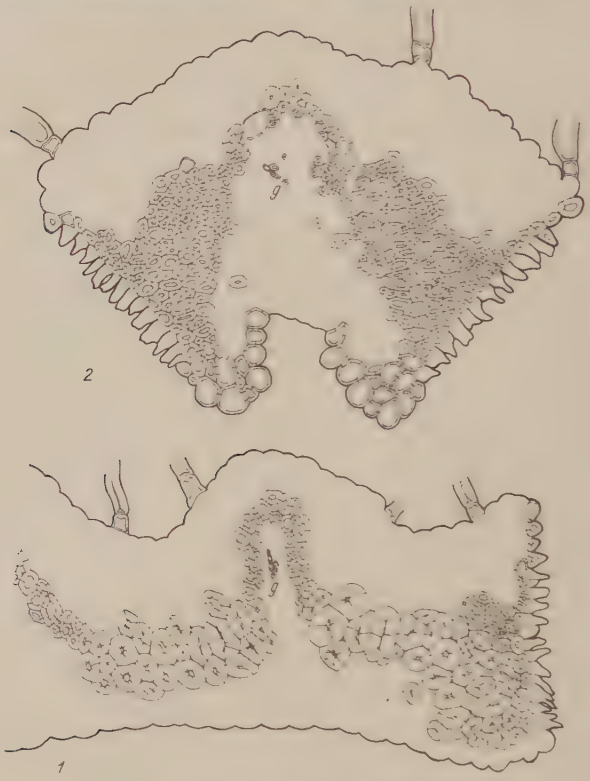

Abb. 10. *Banksia aemula* R. Br.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes in halber Höhe des lanzettlichen Perianthzipfelendlappens. — Fig. 2. Querschnitt knapp unter der Spitze eines Perianthzipfels. *g* = Gefäßbündel. (Vergr. beider Figuren 350fach.)

aufgebaut sind. Wird der Schnitt in halber Höhe des lanzettlichen, löffelartigen Endlappens geführt (Abb. 10, Fig. 1), so bietet sich folgendes Bild: der Perianthzipfel wird (der Länge nach) von drei Leitbündeln durchzogen, deren Phloëme außen (morphologische Unterseite) liegen. Die innere Hälfte des Perianthlappens (gegen die morphologische Oberseite) wird, abgesehen von der Epidermis und eventuell einer oder zwei unverholzten subepidermalen Zellreihen eingenommen von einem dichten Gewebe von äußerst dickwandigen, im Querschnitt isodiametralen, sehr englumigen, getüpfelten Sklereiden. Dieser Mantel ist vor jedem der drei

Xyleme (von den Leitbündeln gegen die morphologische Oberseite des Perianths) unterbrochen bzw. er weicht jeweils in schmalem Bogen außen um die Gefäßbündel aus. Die Zellen dieses Bogens sind aber kleiner und viel weniger dickwandig, ihre Lumina aber ebendadurch oft ebenso groß oder größer als die der dickwandigen Sklereiden. Die letzteren findet man übrigens nur im mittleren Teil des löffelförmigen Endlappens, während die Basis und die Spitze desselben (vgl. Abb. 10, Fig. 2) von etwas weniger stark verdickten Sklereiden eingenommen wird. Immer

Abb. 11. *Banksia aemula* R. Br.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen Perianthzipfel etwa in halber Höhe des lanzettlichen Endlappens. — Fig. 2. Längsschnitt durch die Spitze eines Perianthzipfels. (Vergr. beider Figuren 350fach.)

liegt die Hauptmasse dieser verholzten Gewebe an der Innenseite, also an der morphologischen Oberseite des Perianths. Durch Längsschnitte (Abb. 11, Fig. 1 und 2) stellte ich fest, daß es sich bei den sehr dickwandigen Sklereiden um ausgesprochene Steinzellen von bald sehr langgestreckter, bald runder, oft verästelter Form handelt. Die weniger stark verdickten Sklereiden sind durchwegs langgestreckt, prosenchymatisch, also meist an beiden Enden zugespitzt, vielfach untereinander verschlungen. An der Spitze des Perianthlappens sind auch einige Epidermiszellen ziemlich stark verdickt und verholzt.

Bei *Banksia* sind aber nicht nur diese Endlappen der Perianthblätter verholzt, sondern auch die bandförmigen Teile derselben von der Basis bis zur Spitze. Die verholzten Gewebe dieser Abschnitte sind entweder denen im Griffelkanal ähnlich oder bastartig.

Die Ergebnisse der ausgeführten Holzreaktionen waren folgende: mit Phloroglucin und HCl färbten sich Gefäße und Tracheiden deutlich purpurn, ebenso auch die Faserschicht der Antheren. Das Grundgewebe

des Griffels etwas blasser (besonders die weniger stark verdickten Partien); an dünnen Schnitten erkennt man, daß auch von dickwandigen Zellen fast nur die Mittellamelle gefärbt ist. Die Epidermis war positiv (auch die kurzen Papillen), die Blasenhaare aber blieben ungefärbt. Auch von den dickwandigen Sklereiden in den Perianthzipfeln färbten sich fast nur die Mittellamellen und eine schmale, unmittelbar an sie angrenzende Zone der Zellwände kräftig, während sie im übrigen höchstens rosa gefärbt waren. Mit dem Mäule-Reagens wurden aber sowohl das Griffelgrundgewebe als auch die Sklereiden in den Perianthblättern intensiv kirschrot (stark verholzt). Dabei waren die Schichten um das Zellumen herum fast immer noch am dunkelsten. Die Gefäße und Tracheiden sowie die Faserzellen der Antherenwand blieben vollständig ungefärbt. Anilinsulfat färbte das Grundgewebe des Griffels sowie dessen Epidermis einheitlich gelb, auch die Sklereiden in den Perianthzipfeln kräftig gelb, die Mittellamelle manchmal noch etwas dunkler. Auch Gefäße, Tracheiden und Faserschicht waren positiv.

Wie schon erwähnt, weisen die anderen von mir untersuchten *Banksia*-Arten im Blütenbau nur sehr geringfügige Abweichungen auf, so daß es sich nicht lohnt, jede einzelne für sich eingehend zu beschreiben. Das Grundgewebe des Griffels besteht immer aus den oben beschriebenen, im Querschnitt rundlichen, im Längsschnitt langgestreckten, verdickten und getüpfelten Zellen. Bei *B. marcescens* R. Br. und *B. marginata* Cav. besteht die schmale subepidermale Zone aus besonders kleinen und dickwandigen, englumigen Zellen, das mittlere Grundgewebe aus größeren, wenig verdickten Zellen. Eine sehr breite, stärker verdickte äußere Zone weist *B. collina* R. Br. auf. Sie geht auch in bezug auf die Verholzung der Peranthzipfel am weitesten: der aus langgestreckten Sklereiden bestehende Mantel in den Endlappen ist besonders breit, die Zellen besonders stark verdickt. Auch die Zellen der um die Leitbündel ausweichenden Bögen sind ebenso dickwandig. Verhältnismäßig wenig stark entwickelt sind diese Sklereiden der Perianthzipfel bei *B. integrifolia* L. und bei *B. marcescens* R. Br., wo gleichfalls alle Sklereiden langgestreckt und prosenchymatisch sind und nur einen schmalen, manchmal sogar unterbrochenen, um die Gefäßbündel ausweichenden Mantel bilden. Die Zellen desselben sind alle ziemlich gleichmäßig dickwandig (nicht so stark wie bei *B. aemula* R. Br. und *B. collina* R. Br.) und langgestreckt. Die bei *B. aemula* am unteren Teile des Griffels auftretenden Blasenhaare fehlen sonst überall.

Der Beschreibung der Proteaceen möchte ich am Schlusse noch eine schematische Darstellung der Verhältnisse in der Blütenregion folgen lassen, die sich auf eine Auswahl von Fällen aus der bei der schriftlichen Darlegung gewählten Reihenfolge beschränkt (Abb. 12). Zweck dieses Schemas ist, eine vergleichende Zusammenstellung und damit eine Über-

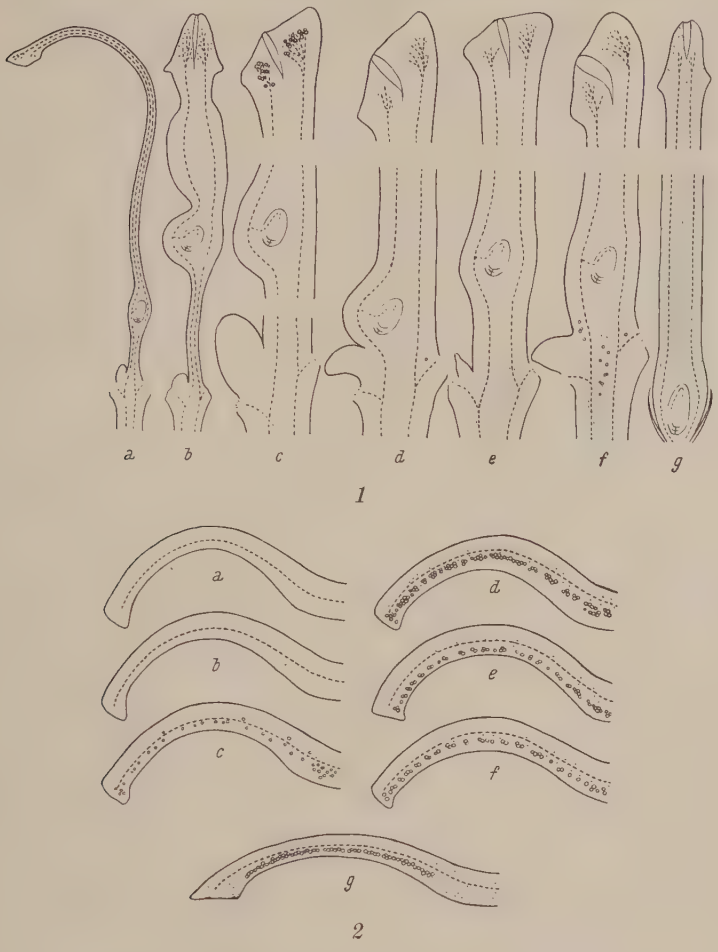

Abb. 12. Aus der Familie der *Proteaceae*

Fig. 1. Schematische Zusammenstellung der bemerkenswertesten Verholzungen in Griffel, Fruchtknoten, Gynophor und Blütenbasis. — Fig. 2. Schematische Zusammenstellung der bemerkenswertesten Verholzungen in den antherentragenden Endzipfeln der Perianthblätter. (Vergr. von Art zu Art verschieden.) Erklärung: *a* = *Hakea repanda*, *b* = *Grevillea glabrata*, *c* = *G. Thelemanniana*, *d* = *G. bipinnatifida*, *e* = *G. longifolia*, *f* = *G. alpina*, *g* = *Banksia aemula*. Die Ansatzstellen der Perianthblätter (unterhalb der Nektardrüsen) sind durch punktierte Linien, die Leitbündel durch gestrichelte Linien dargestellt. Das Auftreten von vermehrten Tracheiden und Speichertracheiden sowie von verholzten Grundgewebezellen ist durch feine Punktierung, Steinzellen sind durch kleine Kreise angedeutet.

sicht über die wichtigsten Möglichkeiten der Verholzung in der Blütenregion der von mir untersuchten Proteaceen zu geben. Hierbei wurden

die einzelnen Blütenteile unter Außerachtlassung der wirklichen Größenverhältnisse und unter Anwendung verschiedener Maßstäbe bei den einzelnen Arten alle auf die gleiche Größe gebracht. Die absoluten und relativen Größenmaße mögen dem textlichen Teil meiner Arbeit bzw. den beigegebenen Zeichnungen entnommen werden. Fig. 1 stellt die Verhältnisse im Griffel (besonders Narbengegend), im Bereiche des Fruchtknotens und der Nektardrüse und in der Blütenbasis dar (die Ansatzstellen der Perianthblätter wurden nur angedeutet): Fig. 2 jene in den Endlappen der Perianthzipfel (die in den löffelartigen Mulden sitzenden Antheren wurden weggelassen, d. h. zur Wiedergabe solche Schnitte gewählt, die nicht durch das kurze Filament derselben geführt worden waren).

An Knospen verschiedenen Alters suchte ich nun annähernd die Größe jenes Stadiums festzustellen, in dem sich zum erstenmal neben den Holzteilen der Leitbündel auch noch andere Zellen mit den Holzreagenzien färben ließen. Es zeigte sich, daß in den Endzipfeln der Perianthblätter schon sehr frühzeitig einzelne Zellen verdickte und dabei verholzte Wände hatten. Die ersten Speichertracheiden und Steinzellen treten immer an der äußersten Spitze der Perianthzipfel auf. Die Knospen sind zu dieser Zeit noch sehr klein und zart, die absolute Größe schwankt natürlich entsprechend den Größenmaßen der fertigen Blüten von Art zu Art. So sind z. B. die Knospen von *Grevillea Thelemanniana*, wenn die ersten Sklereiden und Speichertracheiden im Perianthzipfelende auftreten und sich zum Teil auch schon mit den Holzreagenzien färben lassen, erst kaum 1 mm lang und etwas über 0,5 mm breit, die Knospen von *Grevillea longifolia* etwas über 1 mm lang und 0,8 mm breit, die von *Grevillea bipinnatifida* aber zirka 2 mm lang und 1,5 mm breit. Dickwandige und stark verholzte Sklereiden fand ich in ganz winzigen Knöspchen von *Banksia*-Arten, die ob ihrer Kleinheit zwischen den ohnedies auch sehr kleinen schuppenartigen Tragblättern und Vorblättern noch gar nicht hervorsahen. Die *Hakea*-Arten verhalten sich ähnlich jenen der Gattung *Grevillea*. Die tracheidealen und sklerenchymatischen Elemente im Griffelende sind immer erst in etwas weiter herangewachsenen Knospen zu finden.

Von einigen Arten der Gattungen *Grevillea* und *Hakea* konnte ich auch Früchte untersuchen, z. B. von *G. glabrata* und einigen nahe verwandten Arten. Bei diesen Arten fallen bald nach der Anthese die Perianthblätter ab, der Fruchtknoten schwillt immer mehr an und wird schließlich zu einer großen, ungefähr ellipsoidischen, holzigen, mit zwei Klappen aufspringenden Kapsel. Dabei hat sich eine Lage der zwischen dem Leitbündelring und der Epidermis der Fruchtknotenwand gelegenen Parenchymzellen zum Teil quer zur Wand stark in die Länge gestreckt,

die Wände verdickt und verholzt. Sie bildet nun eine Zone von palisadenartigen, zu dicken Bündeln dicht zusammengeschlossenen, feinporig getüpfelten Sklereiden. Der Griffel bleibt an der Spitze der jungen Frucht noch lange Zeit stehen, wobei die in der Blüte beschriebenen, feinporig getüpfelten Zellen in seinem Endabschnitt ihre Wände noch stärker verdicken und verholzen. Auch an seiner Basis, wo die Leitbündel aus der Frucht in den Griffel übergehen, treten zahlreiche derartige fein getüpfelte dickwandige Zellen auf. Bei *Grevillea bipinnatifida* sprechen die palisadenartig gestreckten Sklereiden des Perikarps schon sehr frühzeitig auf die Holzreagenzien an, so daß schon in älteren Blüten einzelne Gruppen von ihnen nachweisbar sind. Man vergleiche auch die Beschreibungen von Proteaceenfrüchten bei Schwarzbart (1905) und Filla (1926). Letzterer schildert auch an Hand von Skizzen die Fruchtentwicklung von *Grevillea rosmarinifolia* und *Hakea suaveolens*. Ein Fortschreiten der Verholzung bzw. Wandverdickung der in den Blüten gefundenen sklereidalen Elemente im Stadium der Postfloration ist in fast allen Fällen zu beobachten, auch in Blütenteilen, die an der späteren Frucht nicht mehr vorhanden sind. Sogar das bei einigen Arten im Gynophor beschriebene verholzte Parenchym verdickt und verholzt seine Wände gegen das Ende der Anthese immer mehr. An der Basis der abfälligen Perianthblätter bildet sich oft ein verholztes Trennungsgewebe aus, dessen Wände manchmal auch etwas verdickt sind.

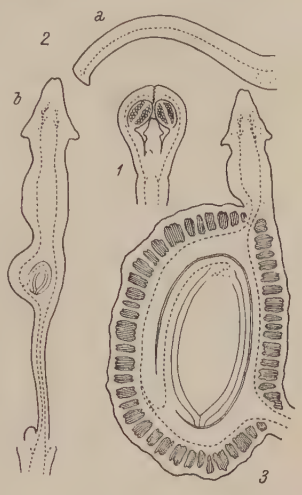

Abb. 13.
Grevillea glabrata Meissn. Schematische Darstellung der Verhältnisse in verschiedenen Entwicklungsstufen (Knospe, Blüte und junge Frucht). (1: jüngste Knospe, in der schon verholzte Zellen nachzuweisen sind; 2: offene Blüte, wiedergegeben wie in Abb. 12; 3: junge Frucht). (Vergr. 30fach.)

Um wenigstens für eine Art die Schilderung des Fortschreitens der Verholzung in der Entwicklungsgeschichte des Einzelindividuums und der Verhältnisse in den verschiedenen Altersstufen durch eine einfache Abbildung zu ergänzen, füge ich ein Schema bei, das verschiedene Entwicklungsstadien von *Grevillea glabrata* Meissn. darstellt (Abb. 13).

Zusammenfassung der Verhältnisse bei den Proteaceen

Die bei allen Proteaceen in mehr minder ausgeprägtem Maße festgestellte Verholzung von parenchymatischen Zellen bzw. Förderung der

tracheidalen Elemente einzelner Blütenteile gliedern sich, was *Grevillea*- und *Hakea*-Arten betrifft, ihrer Lage nach in drei Gruppen:

1. Im Griffelende: Förderung der Leitbündelholzteile, Auftreten von mehr oder weniger zahlreichen schrauben- oder netzartig verdickten Tracheiden und Speichertracheiden, weiterhin von (porig oder schlitzartig) getüpfelten Speichertracheiden und Steinzellen in den Gefäßbündelenden. Bei den Arten, die am Ende der Reihe stehen, auch Verholzung von Parenchymzellen und Auftreten von einzelnen oder Nestern stark verdickter, verholzter und getüpfelter Steinzellen.

2. An der Blütenbasis und im Gynophor (meist nur bei den Arten mit ziemlich weitgehender Verholzung der Blütenregion): Hier zunächst nur die mittleren Parenchymzellen des Gynophors, der Blütenbasis und eventuell auch des Blütenstiels mit nur wenig verdickten, getüpfelten und schwach verholzten Wänden (in einem Falle nur einzelne Zellen des zentralen Parenchymkörpers). Gegen das Ende der Ausbildungsreihe treten neben diesem verholzten Parenchym noch einzelne oder in Gruppen angeordnete verdickte und in ihrer Form mannigfaltige Steinzellen auf und bastfaserähnliche Sklereiden in Begleitung der Leitbündel. Die Verholzungen der Blütenbasis und des Gynophors, die sich meist innerhalb des Leitbündelringes vorfinden, in einigen Fällen aber auch außerhalb desselben, reichen manchmal bis an das Nektarium einerseits und den Fruchtknoten anderseits heran und sind oft in den Blütenstiel hinein fortgesetzt.

3. In den antherentragenden Endlappen der Perianthblätter: Förderung der Leitbündelholzteile, Auftreten von schrauben- bis netzartig verdickten Tracheiden oder Speichertracheiden ganz allgemein. Schon ziemlich am Anfang der Reihe treten porig getüpfelte Speichertracheiden und bald auch verdickte und getüpfelte, oft sehr dickwandige und knorrige, einzeln oder in Gruppen und Schichten angeordnete Steinzellen auf. Am Ende der Reihe auch getüpfelte bastfaserähnliche Sklereiden in Begleitung der Gefäßbündel.

In einzelnen Fällen wurden auch an *Grevillea*- und *Hakea*-Arten noch andere Zellen verholzt gefunden, z. B. die Stielzellen der zweiarmigen Haare oder die basalen Parenchymzellen der Perianthzipfel.

Die *Banksia*-Arten mit fast durchgehend verholzten Griffeln und Perianthzipfeln nehmen natürlich eine Sonderstellung ein. Sie sind unter den von mir untersuchten Proteaceen jene mit der weitestgehenden Verholzung der Blütenregion.

(Der zweite Teil der Arbeit mit der Zusammenfassung der Ergebnisse und dem Schriftenverzeichnis folgt im nächsten Hefte dieser Zeitschrift, S. 169 bis 210.)

Besprechungen

Hueck, K., Botanische Wanderungen im Riesengebirge. (Pflanzensoziologie, eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien, herausgeg. v. d. Reichsstelle für Naturschutz, Bd. 3.) Gr.-8°. VIII und 116 S., mit 51 Textabbildungen und 1 farbigen Karte (50×64 cm). Jena: G. Fischer, 1939. — Brosch. RM 14,—, geb. RM 15,50.

Das Riesengebirge, das höchste der deutschen Mittelgebirge (Schneekoppe 1605 m) hat wegen seiner eigenartigen Pflanzenwelt schon frühzeitig das Interesse der Botaniker auf sich gezogen und ist daher in floristischer Hinsicht seit langem gut erforscht. Eine vegetationskundliche Bearbeitung hat aber bis jetzt vollständig gefehlt. Nur die Moore waren eingehend erforscht worden. Es war daher ein dankenswertes Beginnen des Verfassers, die vegetationskundliche Gliederung des Riesengebirges klarzulegen und die Vegetationsverhältnisse zunächst wenigstens für den schlesischen Anteil des Gebirges auch kartographisch festzuhalten. Daß der Verfasser aber auch den früher zu Böhmen gehörigen Teil des Gebirges gut kennt, ist aus dem Text deutlich zu ersehen. — Der Stoff wird in folgende Abschnitte gegliedert: 1. Topographische, geologische und klimatische Verhältnisse (S. 1 bis 6); 2. Im unteren Bergwald (S. 6—18); 3. Der Kiefernwald (S. 18—22); 4. Der Fichtenwald (S. 22—46); 5. Im Knieholz (S. 46—58); 6. Ein Weg über die Borstgrasmatten des Koppenplanes (S. 59—73); 7. In den Zwergstrauchheiden des Riesengebirgskammes (S. 73—83); 8. Auf den Hochmooren (S. 83—102); 9. In den Schneegruben (S. 102—110); 10. Das Ausklingen der Vegetation an der Schneekoppe (S. 110—115). Von den wichtigeren Pflanzengesellschaften sind Vegetationsaufnahmen in 16 Tabellen zusammengestellt. Durch 37 gute Schwarzdruck-Vegetationsbilder nach Photoaufnahmen wird der lebendig und fesselnd geschriebene Text anschaulich ergänzt. Wie sehr die vegetationskundliche Karte in Einzelheiten eingeht, mag schon daraus entnommen werden, daß sie in 20 Farbtönen mit im ganzen 57 verschiedenen Zeichen dargestellt ist. — Im schlesischen Anteil des Riesengebirges nimmt der Fichtenwald gegenwärtig rund neunzigmal soviel Raum ein wie der Buchenwald; dieses Mißverhältnis ist auf menschlichen Einfluß zurückzuführen; ehedem war der Buchenwald in den tieferen Lagen des Riesengebirges viel weiter verbreitet. Auch das Legföhren-Knieholz, das noch jetzt ansehnliche Flächen an den oberen Hängen und auf dem Kamme bedeckt, wurde durch menschlichen Einfluß etwas zurückgedrängt und mußte teilweise den Matten von *Nardus stricta* Platz machen. Eine zweite durch den Eingriff des Menschen begünstigte Grasflur sind die Reitgrasrasen (von *Calamagrostis villosa*) in der Stufe des oberen Fichtenwaldes und des Knieholzes (zwischen 1100 und 1400 m). - Bei der Besprechung aller Pflanzengesellschaften finden auch die Moose, Flechten und Algen gebührende Berücksichtigung. Es würde zu weit führen, wollte man auf Einzelheiten der sehr lesenswerten Schrift an dieser Stelle genauer eingehen.

E. Janchen (Wien)

Leick E., Bestimmung der Transpiration und Evaporation mit Rücksicht auf die Bedürfnisse der Ökologie. (Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden, herausgeg. von E. Abderhalden, Abt. XI: Chemi-

sche, physikalische und physikalisch-chemische Methoden zur Untersuchung des Bodens und der Pflanze, Teil 4, Heft 8, S. 1573—1735.) Berlin und Wien: Urban & Schwarzenberg, 1939. — RM 14,50.

Mit der Darstellung der Meßmethoden des den Haushalt der Pflanzen wesentlich bestimmenden Wasserfaktors hat die Sammlung der biologischen Arbeitsmethoden eine wertvolle Bereicherung erfahren. Das gleichzeitige Variieren verschiedenster Standortsverhältnisse kennzeichnet die der Laboratoriumsphysiologie gegenüber bestehenden Schwierigkeiten der ökologischen Forschung. Die zahlreichen Methoden der Transpirationsmessung ordnet Leick in direkte und indirekte. Die ersten bestimmen den unmittelbaren Wasserdampfverlust der Versuchspflanze, die zweiten beobachten die durch den entweichenden Wasserdampf hervorgerufenen Wirkungen. Die direkten Transpirationsmessungen werden vor allem durch Wägungen eingetopfter oder abgeschnittener Pflanzen ausgeführt, wobei wieder den kurzfristigen Wägungen größte Bedeutung zukommt, da infolge des ständigen Wechsels der Standortsverhältnisse bei lang dauernden Transpirationsbeobachtungen die Ursachen von Transpirationsänderungen besonders schwer durchschaubar werden. Als direkte Methoden dienen weiters auch gasometrische Bestimmungen durch Absorption des Wasserdampfes der aus der Transpirationsapparatur ausströmenden Luft sowie die Beobachtung der Menge des von der transpirierenden Pflanze aufgenommenen Wassers durch verschiedene Photometer.

Die indirekten Methoden, wie die Kobaltpapiermethode, die Zellophanmethode nach F. Weber oder andere Hygrometermethoden eignen sich ebenso wie die Infiltrationsmethode nur zu qualitativen Aussagen über die Transpiration bzw. den Öffnungszustand der Stomata.

Ein wichtiger Abschnitt des vorliegenden Buches ist der Auswertung der mit den genannten Methoden gefundenen Ergebnisse gewidmet.

Ein Teil der die Transpiration bestimmenden Faktoren ist auch maßgebend für die Verdunstungsgeschwindigkeit, die Evaporation, eines unter gleichen Außenverhältnissen befindlichen feuchten Körpers. Ihre Messung geschieht durch Wägungen verdunstender Wassermengen oder feuchter Fließpapierstücke, durch Beobachtung der Wasserabnahme in unterseits durch Fließpapierscheiben verschlossener Wassersäulen (Piche-Evaporimeter), durch Messung des Gewichtsverlustes wassergetränkter Tonzellen usw.

Zahlreiche Literaturangaben weisen auf einschlägige Einzelarbeiten.

R. Biebl (Wien)

Lloydia. A Quarterly Journal of Biological Science. Published by the Lloyd Library of Natural History, Cincinnati, Ohio. Editor: Theodor Just, Associate Editor: John H. Hoskins. Vol. 1, Nr. 1—4. December 1938 (erschienen 7. Jänner 1939). Gr.-8°. 254 S., mit zahlreichen Tafeln.

Die neue Zeitschrift „Lloydia" ist die amtliche Veröffentlichung der „Lloyd Library of National History" in Cincinnati. Sie ist eine Vierteljahresschrift über biologische Wissenschaften, die gewöhnlich im März, Juni, September und Dezember erscheint. Der Jahresbezugspreis beträgt $ 3.—, der Preis einzelner Hefte $ 1, —. Die Zeitschrift wird auch im Tausche gegen Veröffentlichungen ähnlichen Charakters abgegeben.

Die „Lloyd Library of Natural History" (309 W. Court St., Cincinnati, Ohio) wurde im Jahre 1864 von J. U. Lloyd gegründet und von ihm und seinem Bruder C. G. Lloyd ausgebaut. Sie umfaßt gegenwärtig ungefähr 60000 Bände und 50000 Broschüren und bezieht regelmäßig rund 800 Zeitschriften aus dem Gebiete der Botanik, Chemie, Pharmazie und Zoologie.

Der vorliegende erste Band der Zeitschrift „Lloydia" enthält sieben Originalarbeiten, davon zwei aus dem Gebiete der Zoologie und fünf aus dem Gebiete der Botanik. Diese sind: Dietterт R. A., The Morphology of *Artemisia tridentata* Nutt. (S. 3—74, mit 20 Tafeln). — Keck D. D., Revision of *Horkelia* and *Ivesia* (S. 75—142, mit 9 Abb.). — Constance L., The Genus *Eucrypta* Nutt. (S. 143—152, mit 2 Tafeln). — Brasfield T. W., Tropical *Dacrymycetaceae* (S. 153—167, mit 1 Tafel). — Fulford M., The *Cladoniae* of Eastern Kentucky (S. 161—167, mit 1 Textabbildung).

E. Janchen (Wien)

Nessel H., Die Bärlappgewächse (*Lycopodiaceae*). Eine beschreibende Zusammenstellung mit besonderer Berücksichtigung ihrer Varietäten und Formen. Gr.-8°. VIII und 404 S., mit 1 Titelbild und 88 Textabbildungen. Jena: G. Fischer, 1939. — RM 20,—, geb. RM 21,50.

Die vorliegende Gesamtbeschreibung der Lycopodien ist die ausgereifte Frucht einer Arbeit von mehreren Jahrzehnten. Der Verf. hat Herbarmaterialien aus allen Teilen der Erde in der Hand gehabt und viele Arten und Formen auch lebend gesehen. Es war ihm darum zu tun, „alle bis jetzt bekannten Arten mit allen ihren Formen, auch den kritischen, ... mit dem wichtigsten Literaturnachweis in kürzester Fassung darzustellen". „Wegen Kostenersparnis und Raummangel wurden nur die wichtigsten Literatur- und Standortsangaben berücksichtigt, letztere noch zum Teil in stark gekürzter Fassung." Die allgemeinen Abschnitte über Morphologie und Anatomie, Standorte, leicht kenntliche Merkmale, Vermehrung, Kulturwinke, Nutzen und Verwendung sind nur kurz (S. 1—11), jener über geographische Verbreitung verhältnismäßig länger (S. 11—18). Das gesamte übrige Buch ist dem speziellen Teil gewidmet. In der Einteilung folgt der Verf. vollständig den Arbeiten von Wilhelm Herter, besonders jener aus dem Jahre 1909, „Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lycopodium*". Demgemäß wird das alte *Lycopodium* L. in zwei Gattungen zerlegt: *Urostachys* (Pritzel) Herter und *Lycopodium* im engeren Sinne (L., emend. Herter). Erstere umfaßt zwei Untergattungen mit 7 Hauptgruppen und 29 Untergruppen; letztere umfaßt 4 Hauptgruppen mit 11 Untergruppen. *Urostachys* enthält rund 350 gute Arten (davon rund ein Zehntel vom Verf. selbst aufgestellt, durchwegs bereits früher an anderen Stellen von ihm veröffentlicht, von europäischen Arten nur *Urostachys selago* [L.] Herter). *Lycopodium* im engeren Sinn enthält rund 50 gute Arten (davon außer *L. selago* alle übrigen europäischen Arten und nur eine vom Verf. selbst beschriebene Art, die Mehrzahl der Arten sehr reich an Varietäten und Formen). Die kleine Gattung *Phyllogloссum* wird in dem vorliegenden Werk nicht behandelt. Da alle Varietäten und Formen zusammen mit den Arten in jeder der beiden Gattungen fortlaufend numeriert sind, so gelangt Verf. bei *Urostachys* auf 508 Nummern, bei *Lycopodium* auf 256 Nummern (z. B. besitzt *Lycopodium clavatum* 29 Varietäten und 16 Formen, *L. cernuum* 40 Varietäten und 4 Formen, *L. complanatum* 9 Varietäten und 11 Formen, *L. annotinum* 6 Varietäten und 13 Formen). Durch die kritische Sichtung aller dieser zahlreichen Sippen und ihrer Benennungen hat sich Verf. gewiß ein großes Verdienst erworben. Gerade in bezug auf Nomenklatur, Autoren und Zitate hätten sich aber trotz der gebotenen Kürze (siehe eingangs) einige Unklarheiten leicht vermeiden lassen, wenn sich der Verfasser noch genauer an die internationalen Regeln und Gepflogenheiten gehalten hätte. Die Bilder sind fast durchgehends photographische Wiedergaben von Herbarexemplaren und als gute Habitusbilder wertvoll.

E. Janchen (Wien)

Personalnachrichten

Prof. Dr. Fritz von Wettstein, erster Direktor des Kaiser-Wilhelm-Institutes für Biologie in Berlin-Dahlem, wurde von der Akademie der Wissenschaften in Wien zum korrespondierenden Mitglied ernannt.

Dr. Georg Cufodontis (früher Genua) und Dr. Franz Petrak (früher Mährisch-Weißkirchen) wurden mit Februar 1940 als wissenschaftliche Vertragsangestellte an der Botanischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien angestellt.

Dr. Kurt Lohwag, bisher wissenschaftliche Hilfskraft an der Lehrkanzel für Botanik der Hochschule für Bodenkultur in Wien, wurde mit 1. Jänner 1940 zum wissenschaftlichen Assistenten daselbst ernannt.

Dr. Arnold Proissl wurde mit 1. Oktober 1939 an der Lehrkanzel für Botanik der Hochschule für Bodenkultur in Wien als wissenschaftliche Hilfskraft bestellt.

Prof. Dr. Hubert Winkler, bisher nichtbeamteter außerordentlicher Professor für Botanik in der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Breslau, wurde zum außerplanmäßigen Professor daselbst ernannt.

Dr. Robert Potonié, bisher nichtbeamteter außerordentlicher Professor in der Fakultät für Bergbau und Hüttenwesen der Technischen Hochschule in Berlin, wurde zum außerplanmäßigen Professor daselbst ernannt.

Dr. Walter Sandt, bisher nichtbeamteter außerordentlicher Professor in der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München, wurde zum außerplanmäßigen Professor daselbst ernannt.

Dozent Dr. habil. Bernhard Rademacher (Bonn) wurde zum außerordentlichen Professor für Pflanzenschutz an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Hohenheim ernannt.

Dozent Dr. phil. habil. Ernst Bergdolt (Universität München) wurde zum außerplanmäßigen Professor ernannt.

Dozent Dr. rer. nat. habil. Paul Filzer (Universität Tübingen) wurde zum außerplanmäßigen Professor für das Fach Botanik ernannt.

Dr. phil. habil. Oskar Schwartz (Institut für allgemeine Botanik der Universität Hamburg) erhielt die Dozentur für Botanik unter Zuweisung an die Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Hamburg.

Dr. agr. habil. Ernst Brandenburg wurde unter Zuweisung an die Landwirtschaftliche Fakultät der Universität Bonn zum Dozenten für das Fach Angewandte Botanik, Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz ernannt.

Dr. A. T. Wilhelm, Leiter des Botanischen Laboratoriums im Staatlichen Weinbauinstitut in Freiburg im Breisgau, wurde zum Regierungsbotaniker und Beamten auf Lebenszeit ernannt.

Gestorben: Dr. Robert Keller, Rektor i. R. in Winterthur, am 7. August 1939 im 85. Lebensjahr; Dr. Maria Cengia-Sambo, bedeutende Lichenologin in Prato bei Florenz, am 29. November 1939 im 52. Lebensjahr; Studienrat Viktor Litschauer, Professor an der Handelsakademie in Innsbruck, am 27. Dezember 1939 im Alter von 60 Jahren; Prof. Dr. Augusto Béguinot, Direktor des Botanischen Institutes und Gartens der Universität Genua, am 3. Jänner 1940 im Alter von 65 Jahren; Prof. Dr. Justin Greger, Professor für Botanik, Warenkunde und Mikroskopie an der Deutschen Technischen Hochschule in Prag am 8. Jänner 1940 im 54. Lebensjahr; Dr. Heinrich Handel-Mazzetti, Kustos i. R. an der Botanischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien, am 1. Februar 1940 im 58. Lebensjahr an den Folgen eines zwei Tage zuvor erlittenen Verkehrsunfalles; Professor Karl Hermann Zahn (Haigerloch, Hohenzollern, früher Karlsruhe), der bekannte *Hieracium*-Forscher, am 8. Februar 1940 im 75. Lebensjahr.

Herausgeber, Eigentümer und Verleger: Julius Springer, Wien I, Schottengasse 4. — Verantwortlicher Schriftleiter: Prof. Dr. Erwin Janchen-Michel, Wien III, Ungargasse 71. — Druck: Manzsche Buchdruckerei, Wien IX, Lustkandlgasse 52.

Vor kurzem erschien:

Biologie der Süßwassertiere

Wirbellose Tiere

Von

Dr. **C. Wesenberg-Lund**
Professor an der Universität Kopenhagen

Deutsche Ausgabe besorgt von

O. Storch
o. Universitätsprofessor i. R., Graz

Mit 1138 Abbildungen im Text und auf 24 Tafeln
XI, 817 Seiten. 1939. RM 45,—; gebunden RM 48,—

Inhaltsverzeichnis: **Parazoa** (= Porifera, Spongiae). Spongillidae (Süßwasserschwämme). — **Eumetazoa. Coelenterata: Cnidaria.** Hydrozoa. Hydroida (Hydridae [Süßwasserpolypen], Clavidae). Trachylina. — **Coelomata (Cölomtiere): Vermes** (Würmer): **Amera.** Plathelminthes. Turbellaria (Strudelwürmer). Rhabdocoela. (Systematik. Notandropora. Opisthandropora. Lecithophora.) Alloeocoela. Tricladida. Tricladida paludicola. Temnocephala. — Trematoda (Saugwürmer). Monogena. Digena. (Prosostomata. Fischschmarotzer. Amphibien-Schmarotzer. Vogelschmarotzer. Säugetierschmarotzer. Blutparasitierende Saugwürmer.) Gasterostomata. — Cestoidea (Bandwürmer). Cestodaria. Amphilinidea. Eucestoda. Pseudophyllidea. Tetraphyllidea. Cyclophyllidea. Nemertini (Schnurwürmer). Nemathelminthes. Rotifera (Rädertiere). Systematik. Seisonidea. Bdelloidea. Monogononta. (Ploima. Melicertacea. Floscul ariacea.) — Gastrotricha. — Nematoda (Fadenwürmer). (Trichiuridiformes. Filariiformes. Strongyliformes. Spiruriformes. Ascaridiiformes. Oxyuriformes. Mermithiformes. Anguilluliformes.) — Nematomorpha. — Acanthocephala (Kratzer). — **Polymera.** (Annelida, Gliederwürmer). Polychaeta. — Archiannelida. — Clitellata. Oligochaeta. Aeolosomatidae. Chaetogastridae. Naidae. Nais. Dero. Ripistes, Slavina, Ophidonais u. a. Tubificidae. Enchytraeidae. Lumbriculidae. Branchiobdellidae. Haplotaxidae.) Hirudinea (Egel). Biologische Bemerkungen. (Rhynchobdellae [Rüsselegel]. Ichthyobdellidae [Fischegel]. Glossiphoniidae = Clepsinidae [Knorpelegel]. Gnathobdellae [Kieferegel]. Hirudinidae. Pharyngobdellae [Schlundegel]. Herpobdellidae.) Acanthobdellae. — **Oligomera.** Tentaculata (= Molluscoidea). Bryozoa (Moostierchen). (Phylactolaemata. Plumatellidae. Cristatellidae. Gymnolaemata.) — **Arthropoda** (Gliedertiere): **Crustacea** (Krebse). Entomostraca (niedere Krebse). Phyllopoda (Blattfüßer). (Euphyllopoda. Conchostraca. Notostraca. Anostraca. Cladocera [Wasserflöhe]. Fortpflanzung und Variation.) Ostracoda (Muschelkrebse). Systematik. Copepoda (Hüpferlinge). (Die freilebenden Copepoden. Systematik. Die parasitischen Copepoden.) Branchiura. — Malacostraca (Höhere Krebse). — Syncarida. Anaspidacea. Peracarida. Mysidacea. (Mysis oculata Fabr. var. relicta.) Isopoda. Amphipoda (Flohkrebse). — Eucarida. Decapoda. Natantia. Reptantia. Flußkrebs. Krabben.) — Arachnida (Spinnentiere). Acarina (Milben). (Trombidiformes. Parasitengona. Hydrachnidae [Wassermilben]. Pleuromerengona. Araneina [Spinnen]. Argyroneta aquatica Cl. [Wasserspinne].) — **Mollusca** (Weichtiere): Lamellibranchiata (Muscheln). Eulamellibranchiata. (Schizodonta. Unionacea. Unionidae [Teichmuscheln]. Margaritanidae [Flußperlmuscheln]. Mutelidae und Aetheriidae. Heterodonta. Sphaeriacea. Sphaeriidae.) Dreissenacea. — Gastropoda (Schnecken). Pulmonata (Lungenschnecken). Basommatophora. (Hygrophila. Physidae. Limnaeidae [Sumpfschnecken]. Planorbidae. Fortpflanzung und Eiablage bei

Fortsetzung auf Seite IV

Biologie der Süßwassertiere

Fortsetzung der Anzeige von der III. Umschlagseite

den Planorben. Ancylidae. Ancylus fluviatilis [O.F.M.] und Acrolocus lacustris [L.].) — Prosobranchia (Vorderkiemer). Archaeogastropoda. (Neritacea. Neritidae.) Mesogastropoda. (Architaenioglossa. Paludinidae [= Viviparidae]. Ampullariidae. Valvatacea. Valvatidae. Rissoacea. Hydrobiidae. Micromelaniidae.) — **Allgemeine Bemerkungen.** (Die Seen. Perennierende Kleinwässer. Temporäre Kleinwässer. Salzseen. Die unterirdische Fauna. Die fließenden Wässer.) — Literaturverzeichnis. — Namenverzeichnis. — Sach- und Abbildungsverzeichnis.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN WIEN

Handbuch der Bodenlehre

Herausgegeben von

Dr. **E. Blanck**

o. ö. Professor und Direktor des Agrikulturchemischen und Bodenkundlichen Instituts der Universität Göttingen

Erster Ergänzungsband

Bearbeitet von

Dr. F. Alten-Berlin, Prof. Dr. E. Blanck-Göttingen, Dr. B. Kurmies-Berlin, Prof. Dr. K. Maiwald-Hohenheim, Dr. R. Melville-Göttingen, Prof. Dr. A. Rippel-Göttingen, Dr. P. Schachtschabel-Jena, Prof. Dr. F. Scheffer-Jena

Mit 84 Abbildungen. VII, 621 Seiten. 1939. RM 84.—; gebunden RM 87.—

Inhaltsübersicht: Erster Teil. **Allgemeine Bodenlehre. Verwitterungslehre und Beschaffenheit der durch die Verwitterung entstandenen Mineralstoffbestandteile des Bodens.** Von Prof. Dr. E. Blanck, Göttingen. — **Die Lehre von der Entstehung und Verteilung der Böden an der Erdoberfläche.** Von Prof. Dr. E. Blanck, Göttingen. — Zweiter Teil. **Spezielle Bodenlehre. (Die Beschaffenheit des Bodens.) Physikalische Beschaffenheit des Bodens.** Das Verhalten des Wassers im Boden. Von Dr. F. Alten und Dr. B. Kurmies, Berlin. — Das Verhalten des Bodens gegen Luft, Wärme, Elektrizität und Radioaktivität. Von Dr. R. Melville, Göttingen. — **Chemische Beschaffenheit des Bodens.** (Chemische und chemisch-physikalische Vorgänge im Boden.) Von Prof. Dr. Fr. Scheffer und Dr. P. Schachtschabel, Jena. — **Beschaffenheit des organischen Bodenanteils.** Von Prof. Dr. K. Maiwald, Hohenheim bei Stuttgart. — **Mikrobiologie des Bodens.** Von Prof. Dr. A. Rippel, Göttingen. — **Namen- und Sachverzeichnis.**

Der Ergänzungsband bringt eine zusammenfassende Darstellung der in den Jahren nach dem Erscheinen des Handbuches der Bodenlehre auf dem Gesamtgebiet der reinen Bodenkunde zur Veröffentlichung gelangten wissenschaftlichen Untersuchungen und Arbeiten. Er verfolgt damit das Ziel, den gegenwärtigen Stand der wissenschaftlichen Forschung auf diesem Gebiete zur Wiedergabe zu bringen, um auf diese Weise den Inhalt des Handbuches den neuzeitlichen Erkenntnissen anzupassen und auf voller wissenschaftlicher Höhe zu erhalten.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Printed in Germany